

adansonia

20/1

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Source: MNHN, Paris

**ADANSONIA** est un journal international consacré aux divers aspects de la botanique phanéro-  
gamique et plus particulièrement à la connaissance systématique du monde végétal intertropical.  
Chaque volume annuel se compose de quatre fascicules trimestriels totalisant 500 à 600 pages.

*ADANSONIA is an international journal of botany of the vascular plants, particularly devoted  
to all aspects of the investigation of tropical floras. One annual volume consists in 4 quarterly issues  
amounting to a total of 500-600 pages.*

**ADANSONIA** est publié par le Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire  
Naturelle, Paris, France.

Direction/Directors: A. Aubréville, J.-F. Leroy.

Secrétaire général/General secretary: A. Le Thomas.

Rédaction/Editor: J. Jérémie.

Comité de lecture/Referees: J. Bosser, Paris; E. Boureau, Paris; F. Ehrendorfer, Wien; F. R. Fos-  
berg, Washington; F. Hallé, Montpellier; V. H. Heywood, Reading; L. A. S. Johnson, Sydney;  
C. Kalkman, Leiden; R. Letouzey, Paris; R. E. G. Pichi Sermolli, Perugia; P. H. Raven,  
Saint-Louis; R. Schnell, Paris; A. Takhtajan, Leningrad; M. Van Campo, Montpellier.

**Manuscrits** : Les articles proposés au journal pour acceptation ne doivent pas, en principe,  
excéder 25 pages une fois imprimés, illustrations comprises. Ils sont examinés par les responsables  
de la revue et soumis au besoin à un membre compétent du Comité de lecture. Un manuscrit peut  
être retourné à son auteur pour modification; il est instamment recommandé aux auteurs de lire  
attentivement les instructions détaillées en page 3 de cette couverture. Une fois acceptés les manus-  
crits sont normalement publiés rapidement (4 à 6 mois). En cas de refus d'un article, seules les  
pièces originales (illustrations) seront retournées à l'auteur.

*Manuscripts: Papers submitted for publication should not exceed 25 printed pages. They are  
examined by the editorial board, and if necessary submitted to a special referee. A manuscript may be  
returned to its author to be modified, and authors should carefully read the directions printed on next  
inner cover page (English version sent on request). Accepted manuscripts are normally quickly published  
(within 4 to 6 months). Only original documents such as illustrations of a rejected paper are returned  
to the author.*

**Tirés-à-part** : 50 tirés-à-part gratuits sont attribués par article, quel que soit le nombre de ses  
auteurs. Des exemplaires supplémentaires peuvent être commandés lors de l'envoi du manuscrit.

**Reprints** : 50 copies of each paper are printed free of charge, irrespective of the number of its authors.  
Additional copies may be ordered when the manuscript is being sent.

**Correspondance** : Toute correspondance (manuscrits, commandes, abonnements) doit être  
adressée à :

*Postal address: Any correspondence (manuscripts, orders, subscriptions) should be addressed to:*

**ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (Adansonia)**

16, rue Buffon

75005 PARIS, France.

**Abonnements/Subscriptions** : Les abonnements permanents (*standing orders*) sont acceptés et  
soumis à préfacturation (*prepayment*).

Tarif (*price*) 1979 (vol. 19) : FF 230; 1980 (vol. 20) : FF 260.

#### AUTRES PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE

Flore de Madagascar et des Comores, 86 vol. parus/issued (77 disponibles/available) FF 3889.  
Flore du Gabon, 24 vol. parus/issued. . . . . FF 1944.  
Flore du Cameroun, 20 vol. parus/issued . . . . . FF 1560.  
Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 16 vol. parus/issued . . . . . FF 1065.  
Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances, 8 vol. parus/issued. . . . . FF 1145.

(prix révisables sans préavis)

# adansonia

TRAVAUX PUBLIÉS  
SOUS LA DIRECTION DE

A. AUBRÉVILLE  
Membre de l'Institut  
Professeur Honoraire  
au Muséum

et

JEAN-F. LEROY  
Professeur  
au Muséum

AVEC LA PARTICIPATION FINANCIÈRE DU MINISTÈRE DE LA COOPÉRATION

*Série 2*

---

TOME 20  
FASCICULE 1

DATE DE PUBLICATION : 30 Mai 1980

ISSN 0001-804X

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE  
Laboratoire de Phanérogamie  
16, rue Buffon, 75005 Paris  
1980

# SOMMAIRE — CONTENTS

LEROT, J.-F. — Une première étape d'Adansonia : 1960-1980 . . .	5
<i>First steps of Adansonia.</i>	
LEROT, J.-F. — Nouvelles remarques sur le genre Takhtajania (Winteraceæ-Takhtajanioidæ) . . .	9
<i>New remarks on Takhtajania (Winteraceæ-Takhtajanioidæ).</i>	
HALLÉ, N. — Lomandra insularis Schlechter : notes phyllotaxiques sur une bonne espèce de Liliacées de Nouvelle-Calédonie. . .	21
<i>Lomandra insularis Schlechter; notes on phyllotaxis of a New Caledonian Liliaceous species.</i>	
LOBREAU-CALLEN, D. — Caractères comparés du pollen des Icacinaceæ et des Olacaceæ . . .	29
<i>Comparison of pollen characters in Icacinaceæ and Olacaceæ.</i>	
TIREL, C. — Nouvelles espèces de Sloanea (Elæocarpaceæ) en Nouvelle-Calédonie . . .	91
<i>New species of Sloanea (Elæocarpaceæ) from New Caledonia.</i>	
VIGNAL, Ch. — Étude histologique des Chloridæ : II . . .	107
<i>Histological study in Chloridæ: II.</i>	
VEYRET, Y. — Précisions botaniques sur l'Uleiorchis ulei (Cogn.) Handro (Orchidaceæ) . . .	141
<i>Precisions on Uleiorchis ulei (Cogn.) Handro (Orchidaceæ).</i>	
Revue bibliographique . . .	144
<i>Review.</i>	

*Ce fascicule est dédié  
à  
M. le Professeur André AUBRÉVILLE  
fondateur d'Adansonia*



## UNE PREMIÈRE ÉTAPE D'ADANSONIA : 1960-1980

J.-F. LEROY

LEROY, J.-F. — 30.05.1980. Une première étape d'Adansonia : 1960-1980, *Adansonia*, ser. 2, 20 (1) : 5-7. Paris. ISSN 0001-804X.

Jean-François Leroy, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

*Adansonia* a vingt ans et nous sommes heureux d'en dédier ce fascicule d'anniversaire au Professeur A. AUBRÉVILLE qui fonda la revue en 1960 et en fut l'âme pendant une dizaine d'années, en association avec le Professeur H. HUMBERT jusqu'en 1965. Depuis 1970, *Adansonia* a poursuivi sa carrière sous la co-direction de M. AUBRÉVILLE et de moi-même. Entourés de collaborateurs actifs, en tout premier lieu de M<sup>me</sup> A. LE THOMAS, et, entre 1974 et 1979, de Jean RAYNAL, aujourd'hui de J. JÉRÉMIE, nous nous sommes efforcés d'en maintenir la mission et l'influence, non d'ailleurs sans de grandes difficultés financières, lesquelles sont aujourd'hui alarmantes.

*Adansonia* est une revue internationale classique en matière de Systématique des Plantes vasculaires et de Botanique tropicale. Au moins une centaine d'auteurs y ont collaboré, et les articles y ont été des plus variés : sans équivalent en France, elle contribue de façon appréciable à maintenir le renom de notre pays, notamment dans les pays en voie de développement. Le fait que le Ministère de la Coopération ait bien voulu accepter de la subventionner depuis 1979 souligne la réputation qu'elle s'est acquise dans les pays tropicaux, francophones et même anglophones.

La taxonomie moderne est une science pluridisciplinaire extrêmement complexe, et en voie de devenir expérimentale. Elle repose sur l'analyse approfondie des caractères, de leur jeu intégré, de leur genèse en rapport avec les conditions de milieu, de leur transmission. Elle s'inscrit dans la génétique au sens large : définition, articulation, reproduction, genèse des taxons, c'est-à-dire des ensembles héréditaires; étude éco-génétique des lignées (origine, transformation, état actuel). Elle fait appel à de multiples disciplines, fondamentales ou comparatives : chimiotaxonomie, palynologie, anatomie, embryologie, morphologie générale et expérimentale, écologie, paléontologie, climatologie, géographie, etc. Pratiquement, on reconnaît deux niveaux de la taxonomie : l'un relatif à l'Hémisphère Nord tempéré chaud et froid, l'autre aux pays tropicaux et subtropicaux. La taxonomie des pays extra-tropicaux, pratiquée depuis l'Antiquité grecque, est déjà assez avancée. L'analyse y relève de techniques et méthodes d'approfondissement et prend souvent la forme de ce qu'on appelle la *biosystématique* : études caryologiques et génétiques raffinées de la spéciation. C'est une analyse des « causes actuelles », et d'un intérêt fondamental.

La taxonomie des pays chauds, par contre, en est au stade de l'inventaire. Elle se heurte aujourd'hui à trois grands obstacles : 1) l'incompréhension des biologistes eux-mêmes : elle est considérée par beaucoup d'entre eux comme une science du XIX<sup>e</sup> siècle pratiquement épuisée sur le plan heuristique. Cette conception vient de l'ignorance : la taxonomie tropicale a pour mission certes d'inventorier rapidement la vie, notamment dans les forêts tropicales humides (1/6 seulement du nombre total des espèces animales et végétales y est reconnu), mais aussi d'en étudier la genèse et l'évolution, d'en comprendre le fonctionnement. L'idéal du taxonomiste est d'établir une taxonomie qui serait le tableau parfait du monde vivant depuis ses origines : nous sommes donc dans l'enfance. Mais les techniques et les méthodes d'aujourd'hui permettent d'éviter le découragement : des résultats brillants ont été atteints grâce à l'utilisation conjointe de techniques dites de pointe, tel l'admirable ensemble de travaux sur la systématique des Caryophyllidées, lequel met en œuvre, outre la morphologie classique, les découvertes relatives à la photosynthèse, à la structure fine des plastides des tubes criblés, aux protéines, à la biochimie ; grâce aussi au développement ou au renouvellement de la pensée conceptuelle, sans oublier la révolution fondamentale apportée dans les sciences de la Terre par la théorie de la translation des plaques continentales. La biologie moléculaire elle-même devra prendre conscience — des signes annoncent que le mouvement est amorcé — que nous avons tous le même objectif, que nous marchons dans le même sens et que c'est erreur de ne pas dialoguer. Ce sont les taxonomistes, notamment depuis CUVIER et DARWIN, qui ont mis en avant les notions d'homologie et de lignées parallèles, reprises aujourd'hui en biologie moléculaire sur le plan du déterminisme génétique. C'est un taxonomiste du Muséum, R. JEANNEL, qui a été l'un des pionniers de la théorie des plaques, conçue alors à la suite de WEGENER, comme une dérive. Tous les grands problèmes biologiques sont théoriquement posés dans la taxonomie : mais celle-ci les appréhende sous l'angle principal de la classification. Chaque organisme est un complexe fonctionnel : comment classer celui-là si celui-ci est mal compris. C'est un entomologiste, KEILIN, qui a découvert le cytochrome, en 1925. Est-ce que, finalement, les grands progrès accomplis de nos jours en anthropologie et en médecine (groupes sanguins, tissus, immunologie...) ne relèvent pas eux aussi largement d'une démarche de classification ? 2) La difficulté des conditions de la recherche : d'ordre politique (hostilité de certains gouvernements) ou économique (énormes frais occasionnés par les transports et déplacements, le séjour). 3) Le fait de la destruction extrêmement rapide des formations végétales naturelles, notamment des forêts tropicales humides de basse altitude. On estime que celles-ci auront disparu du globe à la fin de ce siècle, ce qui représente l'extinction d'environ 1 million d'espèces pour le seul bassin de l'Amazonie. Ce fait d'érosion génétique massive et brutale, cet holocauste planétaire de la vie sauvage est absolument sans précédent. De même d'ailleurs que le taux d'accroissement démographique humain.

Ces considérations devraient justifier, je pense, la poursuite et l'accroissement accéléré des études en Botanique taxonomique tropicale dont *Adan-*



*sonia* est l'organe, et comme le symbole, en France. C'est *Adansonia* qui, en ce domaine, a fait connaître la quasi totalité de la contribution originale de la recherche française depuis 20 ans. Elle a été animée par des chercheurs de grande renommée, au premier rang desquels je citerai ceux qui ont disparu prématurément : R. CAPURON en 1972, J. RAYNAL en 1979. Il est particulièrement émouvant de célébrer l'anniversaire de notre revue au lendemain même de la mort de Jean RAYNAL, alors qu'il a tant donné de lui-même à la gestion et à l'édition des publications du Laboratoire de Phanérogamie. La fidélité à la mémoire de notre Collègue et Ami s'ajoute à toutes nos raisons antérieures pour renforcer notre volonté de tenir la direction prise et d'élever encore la qualité des textes publiés. Nous lançons un appel pressant à tous nos abonnés, à tous nos lecteurs, pour qu'ils nous aident à étendre notre diffusion, et donc à faire vivre — sur le plan des idées comme sur celui des finances — *Adansonia*.



## NOUVELLES REMARQUES SUR LE GENRE TAKHTAJANIA (WINTERACEÆ-TAKHTAJANIOIDEÆ)

J.-F. LEROY

LEROY, J.-F. — 30.05.1980. Nouvelles remarques sur le genre *Takhtajania* (Winteraceæ-Takhtajanioideæ), *Adansonia*, ser. 2, 20 (1) : 9-20. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : La théorie, assez inattendue, avancée par l'auteur en 1977, selon laquelle l'ovaire du *Takhtajania* est 2-carpellé a été confirmée ou contestée par certains botanistes. L'auteur fait le point de la discussion et conclut que l'ovaire en question est bien 2-carpellé mais les sillons pourraient en être dorsaux selon l'hypothèse de VINK; les stigmates seraient alors commissuraux. Dans une deuxième partie, quelques aspects écologiques du lieu où croît le *Takhtajania* sont considérés.

ABSTRACT: The somewhat unexpected theory the author put forward in 1977, according to which the *Takhtajania* ovary is 2-carpellate, has been confirmed or questioned by some botanists. After defining the state of discussion the author concludes hereunder that the *Takhtajania* ovary is well 2-carpellate but its grooves could be dorsal as believed by VINK, stigmas being then commissural. In the second part some ecological aspects about the site of *Takhtajania* are considered.

Jean-François Leroy, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

En mettant en avant la notion d'ovaire composé à carpelles ouverts pour rendre compte d'une structure singulière chez les Winteracées (1) (2), je prenais le risque<sup>1</sup> de déclencher une âpre controverse, laquelle n'a pas tardé à se manifester, et de la plus heureuse façon car elle entraîne un progrès de la pensée. Si la science est un effort perpétuel vers l'harmonie, ce que je crois, mon hypothèse avait une certaine beauté scientifique dans la mesure où elle permettait une intégration là où se pose un problème d'intérêt général : celui de la nature et de l'origine d'une famille australe de Magnoliales homoxylée considérée comme l'une des plus primitives (3). Elle avait en tout cas été reçue comme telle puisque une revue aussi prestigieuse que *Science* (Washington) en avait accepté la publication (1). Et voici qu'un échange assez vif s'est institué, précisément dans *Science* (4), entre d'une part deux phytomorphologistes anglo-saxons, Shirley C. TUCKER (Louisiana State University) et F. Bruce SAMPSON (Victoria University,

1. En toute conscience, comme l'atteste cette phrase (LEROY, 1978, p. 386) : « J'ai noté ailleurs comment je fus amené, beaucoup plus tard, à mettre en avant, malgré ce qu'elle pouvait avoir d'insolite dans le traitement d'une famille apocarpique, et de contradictoire à l'égard des auteurs, la notion d'ovaire composé à carpelles ouverts ».

Wellington, Nouvelle-Zélande), et moi-même d'autre part (5). Échange doublé presque simultanément par la publication d'un très intéressant commentaire par le monographe des Wintéracées, W. VINK (Leiden) (6). La présente note est de mise au point; on y trouvera aussi quelques informations sur le milieu où la plante fut récoltée en 1909.

## I. — REMARQUES MORPHOLOGIQUES

La réaction de TUCKER & SAMPSON (4) est celle du septicisme intégral. Ma note de *Science* est pour eux « a tantalizing glimpse of floral structure in an enigmatic plant, the provocative title and conclusions are insufficiently supported by the evidence given ». La critique de VINK, beaucoup plus positive, fait état d'une étude anatomique extrêmement fine et confirme ma vue d'un ovaire 2-carpellé 1-loculaire. Pour cet auteur cependant, dont l'analyse porte sur trois fleurs, les sillons donnés comme suturaux seraient en fait dorsaux. Il écrit : « I consider the grooved narrow sides of this ovary (the ovary of *Takhtajania*) to be homologous with the dorsal side of free carpels in other *Winteraceae* ».

Les critiques eux-mêmes sont donc en profond désaccord. TUCKER & SAMPSON, qui ont à leur décharge de n'avoir pas vu le matériel, écartent assez légèrement la notion d'ovaire composé. Une étude histologique et anatomique, pensent-ils, eût été nécessaire pour asseoir une solide argumentation. J'ai, bien entendu, fait cette étude, comme l'atteste cette phrase, extraite de ma note de *Science* (1) : « As seen in cross section, the two carpels are laterally united although flattened and hardly infolded, separated by an external groove but apparently without any dehiscence layer between them ». Cette étude anatomique ne m'avait pas paru concluante (fig. 1) et l'inexistence d'un indice cellulaire de suture m'avait amené à me poser la question de la symétrie : les stigmates étaient-ils commissuraux (dans le plan intercarpellaire) ou valvaires? J'optai pour la dernière hypothèse pour deux raisons :

1) Il me paraissait plus naturel que dans une plante primitive, les stigmates soient valvaires, car j'avais indiqué autrefois que les stigmates commissuraux chez les Juglandacées semblaient d'origine secondaire. Cette vue s'accordait assez bien avec la présence des deux sillons pouvant marquer l'emplacement des sutures. Le fait que les crêtes placentaires se prolongeaient assez loin vers le milieu des carpelles pouvait être interprété comme résultant d'un développement différentiel (cas esquissé chez d'autres Wintéracées).

2) Les sections transversales semblaient montrer vaguement une certaine répartition de part et d'autre d'un plan passant par les sillons dits « suturaux ». La rareté du matériel ne permettait pas de tenter d'éclaircir cette observation dont rend compte la photo ci-jointe (fig. 1).

Dans ma deuxième note (2) j'indiquai formellement l'existence de « deux paires de placentas soudés » (p. 392), répondant ainsi par avance à

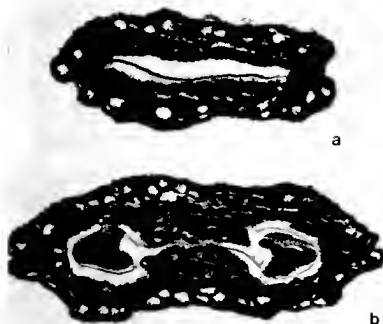


Fig. 1. — *Takhtajania perrieri* (Capuron) Baranova & Leroy. Sections transversales dans un ovaire : a, vers le sommet (noter la présence d'une lame intraloculaire dans le plan des deux sillons dorsaux, bien visibles extérieurement à droite et à gauche); b, au niveau des placentas. Présence de nombreux cristaux. (Préparation et photos : N. d'AMICO & M. CHALOPIN, 1977).

la critique de TUCKER & SAMPSON (4) selon laquelle « les 2 crêtes placentaires sont un caractère du carpelle dans les autres Wintéracées ». Le fait de l'existence théorique de 4 placentas est implicitement reconnu, mais là encore se pose la question de l'orientation. On pouvait admettre qu'un développement secondaire aurait rendu largement dorsaux les placentas. A cet égard, TUCKER & SAMPSON, semblant obnubilés par leur croyance à l'existence absolue de l'apocarpie chez les Wintéracées, s'enferment dans un dilemme sans issue : ou bien l'ovaire est 2-carpellé, et alors on ne saurait en déterminer les côtés dorsaux en l'absence d'une étude ontogénétique, ou bien il est 1-carpellé et dans ce cas l'orientation que j'avais adoptée serait à rejeter.

Là doit intervenir VINK, car il apporte un élément nouveau me paraissant décisif. Les sillons qu'après une longue hésitation j'avais considérés comme latéraux et assimilés à des marques suturales ont un homologue chez une Wintéracée à ovaire 1-carpellé : *Drinys lanceolata*. Chez cette plante, le sillon est unique, et il est, sans le moindre doute possible, dorsal. Ce fait mis en avant par TUCKER & SAMPSON (après TUCKER & GIFFORD,

1964) (7), l'est aussi par VINK qui, lui, accepte par ailleurs, pour le *Takhtajania*, l'hypothèse d'un ovaire composé. Les études ontogénétiques préconisées par TUCKER & SAMPSON deviennent à cet égard non superfétatoires mais secondaires. L'hypothèse de VINK présente un grand degré de probabilité : elle est en accord avec le caractère des placentas et aussi avec le fait que les lobes stigmatiques sont soudés aux parois ovariennes. Elle entraîne à considérer les stigmates comme « commissuraux » c'est-à-dire composés.

Cette question de l'orientation des carpelles est indépendante de celle de la nature simple ou composée du gynécée et dans la diagnose que j'ai donnée des Takhtajanioidées toute considération relative à l'orientation (dans mon esprit quelque peu incertaine) a été écartée.

TUCKER & SAMPSON rejettent, presque a priori, ce que j'avance. Ainsi, considérant ma figure 1B (1) qui montre un côté étroit de l'ovaire, interprété alors comme latéral, ils écrivent : « If the gynoeceum is in fact unicarpellate, then by analogy with other *Winteraceae*, the figure would not illustrate a dorsal view but rather one in which the dorsal and ventral surfaces are at the left and right sides of the illustration ». En d'autres termes, les sillons dits « suturaux » seraient l'un une suture, l'autre un sillon dorsal (cas du *Drimys lanceolata*) : ce qui est la négation des faits car les deux sillons sont qualitativement de même nature. Sommairement, il y a 2 lobes stigmatiques, 2 sillons, 4 placentas. J'ai bien montré dans l'illustration (*Adansonia*, Pl. 3) ce que j'ai appelé « les sutures carpellaires et intercarpellaires » (p. 389) selon 2 plans perpendiculaires. J'ai aussi noté expressément la nouveauté de cette symétrie dans la famille : « La réalisation du gynécée de *Takhtajania* est une « grande première » phylogénétique dont la nouveauté est éclatante à plusieurs égards : ... large stigmate étalé en deux lobes valvaires selon une symétrie, une étendue et une disposition inconnues dans la famille » (p. 392). « En fait, ai-je encore écrit, l'avantage immédiat n'est pas évident. Le succès plus lointain a pu venir de ce qu'il y avait accroissement des potentialités évolutives : l'organe composé à symétrie équilibrée permettant un plus grand nombre d'agencements » (p. 394)<sup>1</sup>. Quelle que soit l'orientation, c'est cette nouvelle symétrie apparaissant dans la famille (plans carpellaires et intercarpellaires de la Pl. 3, p. 389, *Adansonia*), ce que j'ai appelé symétrie équilibrée, qui a déterminé ma conception.

VINK a parfaitement compris que je me référais fondamentalement à la forme du stigmate et à celle des placentas. L'argument supplémentaire dont il fait état, à savoir « la présence de deux plans de symétrie dans l'ovaire de *Takhtajania*, alors qu'il n'y en a qu'un seul chez les autres *Winteraceae* » est aussi, comme je viens de le rappeler, expressément énoncé dans ma note de 1978 (2).

En définitive, chacun des commentateurs apporte une contribution importante. VINK, en particulier, en confirmant mon hypothèse d'un ovaire composé et en proposant une orientation qui semble probable. Mais aussi

1. On pourrait ajouter que la fusion des carpelles est une mise en commun des moyens et qu'elle permet une amélioration du mécanisme et une économie dans le rendement en vue de la fécondation.

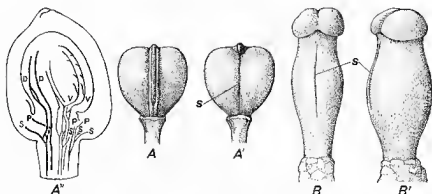


Fig. 2. — L'ovaire chez *Drimys (Tasmannia) lanceolata* (A, A', A'') et chez *Takhtajania* (B, B'). La face dorsale (A') — opposée à la face ventrale (A) divisée par le long stigmate — de l'ovaire, 1-carpelle, porte un sillon important(s). Les deux sillons (s) de l'ovaire 2-carpellé (B, B') doivent être, par homologie, dorsaux; en B' face latérale (plus large). En A'' d'après TUCKER & GIFFORD, (1964), trajet des faisceaux (D : dorsaux). (La correspondance des échelles n'a pas été respectée).

TUCKER & SAMPSON en faisant état de l'existence sporadique constatée par eux, d'un ovaire composé uniloculaire chez un *Pseudowintera*. J'ai dit ailleurs (5) que cette observation interprétée par les auteurs comme plutôt défavorable à mes vues, me paraissait au contraire les renforcer fortement. Dès 1943, SMITH (8) avait noté la présence occasionnelle de fleurs 2-carpellées chez *Drimys lanceolata*, sans préciser s'il y avait syncarpie basale. Ce sont SAMPSON & KAPLAN (9) qui en 1970, dans une étude ontogénétique, ont parfaitement défini le phénomène chez *Pseudowintera traversii*, espèce essentiellement 1-carpellée. D'après ces auteurs il y aurait 15 % de gynécées 2-carpellées. Parfois la fusion est totale et congénitale entre les 2 carpelles : « a case where the carpels are essentially V-shaped and apposed in such a way that a unilocular syncarpous gynoeceum will develop » (p. 1193). C'est à mes yeux une preuve presque expérimentale donnée par la nature de ce phénomène d'évolution et de taxogenèse, lequel pourrait être paléontologiquement récent (la similitude des pollens entre *Bubbia* et *Takhtajania* serait un argument à l'appui de cette vue), même dans une famille relativement primitive (mais il a pu aussi émerger dès le Crétacé car il y a des fossiles de familles à ovaire composé uniloculaire : Juglandacées...), preuve qui ne va pas pour autant à l'encontre de l'hypothèse d'une implantation malgache (et peut-être africaine) gondwanienne des ancêtres du *Takhtajania*.

## CONCLUSION

L'hypothèse que le genre *Takhtajania* a un ovaire 2-carpellé, confirmée par VINK, est maintenue avec force. L'autre hypothèse, selon laquelle les sillons seraient dorsaux, avancée par VINK, me paraît la meilleure. Mais

cette orientation des carpelles implique qu'ainsi, d'emblée, a pu se constituer le stigmaté commissural ou stigmaté composé : conclusion vraiment inattendue. Il serait d'un immense intérêt de pouvoir dater l'émergence de ce caractère, mais il reste que l'existence d'une sous-famille endémique de Wintéracées à Madagascar atteste l'ancienneté de l'implantation de celle-ci en ce lieu. Le *Takhtajania* doit être une plante d'origine gondwanienne (ancêtres directs gondwaniens).

Cette hypothèse est d'autant plus probable que les Takhtajanioidées sont lointainement, mais sûrement, apparentées aux Canellacées, famille typiquement de l'hémisphère Sud, représentée en Amérique tropicale (3 genres), en Afrique du Sud et de l'Est (1 genre) et à Madagascar (1 genre). L'ensemble Wintéracées-Canellacées forme un bloc magnolialéen d'origine gondwanienne.

## II. — REMARQUES ÉCOLOGIQUES SUR LE MASSIF DU MANONGARIVO OU A ÉTÉ DÉCOUVERT LE TAKHTAJANIA

Le nom du Manongarivo — repris d'une ancienne carte — fut donné par PERRIER DE LA BÂTHIE (10) à un massif montagneux, un éperon du Tsaratanana, d'environ 1 000 000 hectares, dans le Nord-Ouest de Madagascar (11) (fig. 3). Il a été décrit par PERRIER comme couvert de sombres forêts, avec des cimes atteignant au moins 1700 mètres. « Dans l'ensemble, écrit PERRIER, le massif est composé mi-partie de grès et de schistes liasiques (au Nord et à l'Ouest) et mi-partie de gneiss (Sud-Est et Est). Mais les grès et les schistes sont entremêlés de puissantes masses de syénite et coupés d'innombrables filons de roches éruptives diverses; en outre, ils sont souvent recouverts de basaltes, de cendres et d'autres déjections volcaniques qui semblent provenir des Monts Antsatrotro et Bekolosy, restes manifestes d'anciens volcans ». C'était un massif complètement isolé, avec une large frange (10 km) de culture en rizières. Au-dessus une immense forêt presque intacte, la silve à Lichens peut-être « la seule<sup>1</sup> forêt réellement vierge à Madagascar », témoin de ce que furent les hauts plateaux de l'Imerina.

PERRIER DE LA BÂTHIE nous a donné des pages qui méritent de rester classiques sur la beauté cosmique des sites malgaches et notamment celle du Manongarivo : « A ces hauteurs supérieures à 1000 mètres, il est curieux de constater la rareté de la vie animale. L'immense forêt est plongée toute dans un impressionnant silence. Nul oiseau, si ce n'est le *Terpsiphone mutata*, qu'on retrouve ainsi parfois aux grandes altitudes. Ni sangliers, ni lémurs, ni fosas, ces habitants si bruyants des bois inférieurs. Les rivières sont sans poisson; le feuillage ne dissimule pas le moindre caméléon. Les sangues même se cantonnent dans les marais et encore y sont peu nombreuses. Deux espèces de rats et quelques batraciens sont, en définitive, les seuls habitants de ces bois.

1. Le Massif du Marojejy, exploré par HUMBERT en 1947, était alors pratiquement inconnu.



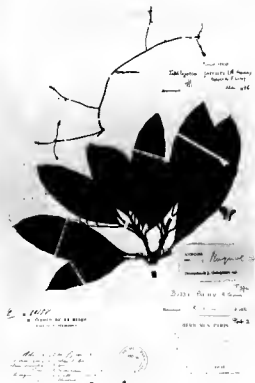
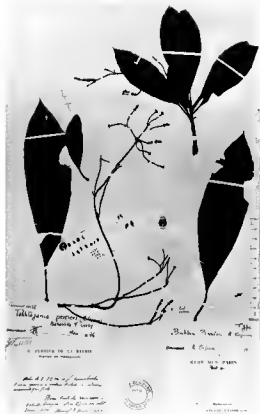


selon CAPURON la localité-type aurait été entièrement déforestée. En 1970, le D<sup>r</sup> Josef BOGNER (Münich) a exploré le Massif du Manongarivo. A partir de Maromandia, accompagné d'un guide malgache, il gagna Bejofo et fit partiellement l'ascension du Mt Antsatrotro (1876 m), point culminant du massif. « It is the highest point, écrit J. BOGNER (*in litt.*), the second highest is 1869 m. Since PERRIER DE LA BÂTHIE gives 1700 m altitude, it must be one of these mountains, because the others are lower (next 1679 m, 1623 m, the last two near the other points). Therefore the locality must be around the centre of the Massif du Manongarivo. As far as I have found, PERRIER DE LA BÂTHIE localities are not always very exact and it is often difficult to refind it. In the higher altitudes there is still forest left — as usual a lot have been burned already — and I suppose it would be possible to recollect *Takhtajania perrieri*. It is not difficult to go there (in the rainy season the road to Maromandia is often not passable). Unfortunately I can't tell you more, but I believe if some good collector looks long enough, there should be a chance. At my visit I stayed in the Malgache villages and the people were very friendly ». Sur ma demande, M. RABEVOHITRA en charge à l'Herbier du Département des Recherches forestières à Ambatobe (Directeur M. A. RAKOTOMANAMPISON) a effectué une expédition dans le Manongarivo en juin 1979 : il n'a pu retrouver le *Takhtajania*. Une autre prospection est projetée pour mai 1981; un botaniste du Muséum de Paris pourrait, en accord avec les autorités malgaches, s'associer à celle-ci.

D'après PERRIER, le *Takhtajania* est un petit arbre à feuilles persistantes de la silve à Lichens, sur schistes liasiques vers 1700 m d'altitude. PERRIER dut en voir quelques exemplaires car il indique une taille variant de 5 à 12 m et note qu'il croît « au bord des ruisseaux ». On a depuis proposé de nommer ce type de forêt en accord avec le Congrès de Yangambi (1956), *Forêt dense sclérophylle de montagne* (KOECHLIN, GUILLAUMET & MORAT, 1974) (12). La strate herbacée est dominée par les Mousses; les arbres souvent caducifoliés sont moyens ou petits et portent une abondante végétation épiphytique, principalement des Lichens. Le bioclimat est de type *perhumide froid* tel que défini par MORAT (11) : pluviométrie moyenne annuelle d'environ 2000 mm, avec 167 jours de pluie par an. En hiver (juin, juillet, août) la moyenne tombe à 50 mm ou moins, mais les brouillards sont intenses. La température moyenne est de 15°, mais le thermomètre descend jusqu'à + 5° et parfois plus bas, bien que la gelée y soit inconnue.

D'après HUMBERT (13), la silve à Lichens, implantée entre 1300 et 2000 m dans le *Domaine du Centre* est constituée d'une seule strate de petits arbres (jusqu'à 12 m) très ramifiés. Au sol la strate muscinale et lichénique est très épaisse (plusieurs décimètres), constituée surtout d'Hypnacées, mais aussi de coussins de *Sphagnum* et, dans les places rocailleuses ou mieux drainées, de Lichens fruticuleux (*Cladonia*). Arbres et arbustes sont chargés d'épiphytes (les *Usnea* pendantes abondent), les troncs et branches enveloppés d'un manchon de Mousses d'où émergent de petites Fougères, des Orchidées, des Pépéromiacées, etc.

HUMBERT (13) cite parmi les familles le plus souvent rencontrées dans



Pl. 1. — *Takhtajania perrieri* (Capuron) Baranova & Leroy : Photos du type (Perrier de la Bathie 10158) conservé au Muséum de Paris; parts 1 (à gauche) et 2.

la « Sylve à Lichens » les Myricacées, les Guttifères, les Flacourtiacées (*Aphloia*), les Sterculiacées, les Myrsinacées (*Oncostemon*), les Protéacées (*Faurea*), les Aquifoliacées, les Ericacées (*Philippia*, *Agauria*), les Ombellifères (*Heteromorpha*), les Rubiacées, Lauracées, Verbénacées (*Clerodendron*, *Vitex*), les Composées (*Centauroopsis*, *Psiadia*, *Apodocephala*, *Vernonia*, *Senecio*), les Acanthacées suffrutescentes, les Palmiers (*Chrysalidocarpus*, *Neodypsis*,...), les Bambusées (*Arundinaria*, *Ochlandra*), les Podocarpacees (*Podocarpus madagascariensis*).

Voici une liste<sup>1</sup> de quelques plantes récoltées dans le Manongarivo par PERRIER DE LA BÂTHIE, en mai 1909, entre 1200 et 2000 m :

Dicotylédones : *Gravesia rubra* (J. & P.) H. Perr. (2000 m); *Myrica phillyrexfolia* Bak. (1800 m); *Medinilla parvifolia* Bak. (1800 m); *Helichrysum abietifolium* H. Humb. (1800 m); *Dombeya baronii* Bak. (1700 m); *Weinmannia hildebrandtii* Baill. (1700 m); *Erythroxylum nitidulum* (1700 m); *Eugenia phillyrexfolia* Bak. (1700 m); *Lobelia hartlandii* Buchanan (1700 m); *Pilea rivularis* Wedd. (1600 m); *Elatostema goudotianum* Wedd. (1600 m); *Buxus madagascaria* Baill. (1600 m, descend jusqu'à 600 m); *Gravesia magnifolia* H. Perr. (1600 m); *Streptocarpus tsaratanensis* H. Humb. ex Burll (1600 m); *Senecio melastomaeifolius* Bak. (1600 m); *Gerbera perrieri* H. Humb. (1600 m); *Helichrysum gymnocephalum* (DC.) H. Humb. (1600 m); *Viola abyssinica* Sieud. ex Oliv. (1500 m); *Ilex mitis* (L.) Radl. (1500 m); *Didymocarpus madagascariensis* C.B. Clarke (1500 m); *Droguetia leptostachys* (Juss.) Wedd. (1400 m); *Symphonia microphylla* B. & Hook. (entre 1400 et 1700 m); *Weinmannia bojeriana* Baill. (1400 m); *Weinmannia humboldtii* Tul. (1400 m); *Mimulopsis glandulosa* Bak. (1200-1400 m); *Helichrysum lanuginosum* H. Humb. (1400 m); *Symphonia nectarifera* J. & B. (1200 m); *Medinilla falcata* H. Perr. (1200-1600 m); *Vernonia manongarivensis* H. Humb. (1200 m).

Monocotylédones : *Chrysalidocarpus acuminum* Jum. (2000 m); *Disperis perrieri* Schltr. (2000 m); *Beclardia macrostachya* A. Rich. (2000 m); *Bulbophyllum perrieri* Schltr. (1600 m); *Polystachya fusiformis* Lindl. (1600 m); *Polystachya tsaratananæ* H. Perr. (1500 m); *Cynosorchis stenoglossa* Kranzl. (1500 m); *Jumellea major* Schltr. (1500 m); *Bulbophyllum luteobracteatum* J. & P. (1500 m); *Kyllinga imerinensis* Cherm. (1400 m); *Bulbophyllum niteus* J. & P. (1400 m); *Bulbophyllum occultum* Thou. (jusqu'à 1200 m); *Chrysalidocarpus pilulifera* Becc. (1200 m); *Bulbophyllum hyalinum* S. (1200 m).

Pléridophytes : *Pteris remotifolia* (1700 m); *Antrophium boryanum* (Willd.) Kef. (1700 m); *Asplenium herpetopteris* Bak. (1700 m); *Asplenium apertum* (C. Chr.) C. Chr. (1700 m); *Didymochlena microphylla* (Bon.) C. Chr. (1700 m); *Dryopteris subcrenulata* (Bal.) C. Chr. (1700 m); *Dryopteris remotipinnula* Bon. (1700 m); *Elaphoglossum deckenii* (Kuhn.) C. Chr. (1700 m); *Huperzia cavifolia* (C. Chr.) Tard. (1700 m); *Huperzia verticillata* (L.f.) Trev. (1700 m); *Hymenophyllum parvum* C. Chr. (1700 m); *Trichomanes montanum* Hook. (1700 m); *Trichomanes digitatum* Sw. (1700 m); *Blechnum bokeri* C. Chr. (1700 m); *Oleandra distenta* Ktze. (1600 m); *Pteris perrieriana* C. Chr. (1600 m); *Elaphoglossum coriaceum* Bon. (1600 m); *Grammitis gilpinæ* (Bak.) Tard. (1600 m); *Xiphopteris oosora* (Bak.) Alston (1600 m); *Cneteris albuglandulosa* (Bon.) Tard. (1600 m); *Huperzia ophioglossoides* (Lam.) Rothm. (1600 m); *Huperzia squarrosa* (G. Forst.) Trev. (1600 m); *Huperzia pecten* (Bak.) Tard. (1500-1600 m); *Hymenophyllum polyanthos* V. de B. (1600 m); *Lonchitis pubescens* Vild. ex Klif. (1500 m); *Huperzia obtusifolia* (Sw.) Rothm. (1500 m); *Trichomanes sinuatum* R. Bonap. (1300 m); *Cnenitis truncicola* (C. Chr.) Ching (1400 m); *Cneteris excaudata* (Bon.) Tard.

1. D'après un relevé réalisé par Monique CHALOPIN.

(1400 m); *Huperzia perrieriana* Tard. (1400 m); *Hymenophyllum perrieri* Tard. (1400 m); *Trichomanes cuspidatum* Willd. (1400-1600 m); *Trichomanes lenormandii* V. de B. (1400 m); *Trichomanes mannii* Hk. (1400 m).

*Podocarpaceae*: *Podocarpus madagascariensis* Bak.

#### BIBLIOGRAPHIE

- (1) LEROY, J.-F., 1977. — A compound ovary with open carpels in Winteraceae (Magnoliales): Evolutionary Implications, *Science* 196 : 977-978.
- (2) LEROY, J.-F., 1978. — Une sous-famille monotypique de Winteraceae endémique à Madagascar : les Takhtajanioidae, *Adansonia*, ser. 2, 17 (4) : 383-395.
- (3) LEROY, J.-F., 1978. — Composition, Origin and Affinities of the Madagascan vascular flora, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65 : 535-589.
- (4) TUCKER, S. C. & SAMPSON, F. B., 1979. — The gynoeceum of Winteraceous Plants, *Science* (technical comments) 203 : 920-921.
- (5) LEROY, J.-F., 1979. — The gynoeceum of Winteraceous Plants, *Science* (technical comments) 203 : 921.
- (6) VINK, W., 1978. — The Winteraceae of the Old World III. Notes on the ovary of *Takhtajania*, *Blumea* 24 : 521-525.
- (7) TUCKER, S. C. & GIFFORD, E. M., 1964. — Carpel vascularization of *Drimys lanceolata*, *Phytomorph.* 14 : 197-203.
- (8) SMITH, A. C., 1943. — Taxonomic notes on the Old World species of Winteraceae, *J. Arn. Arboretum* 24 : 119-164.
- (9) SAMPSON, F. B. & KAPLAN, D. R., 1970. — Origin and development of the terminal carpel in *Pseudowintera traversii*, *Am. J. Bot.* 57 (10) : 1185-1196.
- (10) JUMELLE, H. & PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1910. — Fragments biologiques de la Flore de Madagascar, *Ann. Musée Col. Marseille*, ser. 2, vol. 8 : 372-385.
- (11) MORAT, Ph., 1973. — Les savanes du Sud-Ouest de Madagascar, *Mémoires O.R.S.-T.O.M.*, Paris.
- (12) KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.-L., & MORAT, Ph., 1974. — *Flore et végétation de Madagascar*, J. CRAMER, Berlin.
- (13) HUMBERT, H. & COURS DARNE, G., 1965. — *Notice de la Carte Madagascar. Carte internationale du Tapis végétal*, Institut Français de Pondichéry, Hors série n° 6.
- (14) JUMELLE, H. & PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1910. — *Les Landolphia et les Mascarenhasia à Caoutchouc du Nord de l'Analanava*, Bibl. d'Agric. Colon., Challamel, 46 p., Paris.

#### ADDENDA

Dans mon article de 1978 (*Adansonia* 17 (4), note infra-paginale, p. 393) j'avais écrit ceci : « seuls les caractères du pollen, assez proches, d'après LOBREAU-CALLEN, de ceux du *Belliohum*, m'ont retenu, pour le moment, d'instituer une famille nouvelle ». J'ai cependant des raisons d'aller au-delà. En premier lieu, il est bien établi que des pollens presque identiques peuvent se rencontrer dans des familles différentes, qu'il s'agisse soit de convergence, soit de cas de stabilité pollinique (ce qui s'appliquerait ici) dans un ensemble en mouvement phylogénétique. Ma réserve à cet égard était donc d'une prudence peut-être excessive. Quoi qu'il en soit, j'avais précisé le caractère provisoire de ma position : je projetais en effet l'organisation d'une nouvelle exploration du Manongarivo, laquelle a eu lieu en mai 1979 — ce que je rappelle ci-dessus — mais s'est révélée infructueuse. Ainsi une étude sur un autre matériel n'a pu encore avoir lieu.

Le fait nouveau cependant tient aux recherches toutes récentes, de la part de botanistes étrangers, recherches dont émerge un résultat important. En effet, VINK (voir plus haut) a été amené à considérer les sillons du gynécée du *Takhtajania* comme dorsaux, vue que je crois juste. Nous nous trouvons donc devant un gynécée absolument extraordinaire, composé, uniloculaire, dressé, à placentation pariétale et à *stigmates volumineux, composés eux aussi (commissuraux)*. Il n'y a aucun lien direct entre ce gynécée et le gynécée des *Wintéracées* connues.

Profondément isolé morphologiquement et unique représentant de l'ensemble wintéracéen dans l'aire africano-malgache, le *Takhtajania* mérite, je crois, d'être considéré comme le type d'une famille à part :

**TAKHTAJANIACEÆ** Leroy, *fam. & stat. nov.*

— *Takhtajanioidæ* LEROY, *Adansonia*, ser. 2, 17 (4) : 393 (1978).

GENUS TYPICUM : *Takhtajania* Baranova & Leroy.

Laboratoire de Phytomorphologie  
générale et expérimentale  
de l'E.P.H.E. — PARIS.

**LOMANDRA INSULARIS SCHLECHTER :  
NOTES PHYLLOTAXIQUES SUR UNE BONNE ESPÈCE  
DE LILIACÉES DE NOUVELLE-CALÉDONIE**

N. HALLÉ

HALLÉ, N. — 30.05.1980, *Lomandra insularis* Schlechter : notes phyllotaxiques sur une bonne espèce de Liliacées de Nouvelle-Calédonie, *Adansonia*, ser. 2, 20 (1) : 21-28. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Le *Lomandra insularis* Schlechter, de Nouvelle-Calédonie, se distingue par des caractères floraux et foliaires du *L. banksii* (R. Br.) Ewart d'Australie avec lequel on l'a confondu à tort. Les arrangements foliaires de cette plante considérée comme primitive parmi ses congénères sont remarquables. La forme sinueuse des limbes compense un inconvénient de la distichie : le risque de superposition des limbes foliaires.

ABSTRACT: *Lomandra insularis* Schlechter, from New Caledonia, differs in foliar and floral characters from the Australian *L. banksii* (R. Br.) Ewart with which it has been confused. The leaf arrangement is unusual and seems primitive in the genus. The sinuous leaf-form compensates the overlapping of leaves which is a drawback of distichy.

Nicolas Hallé, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

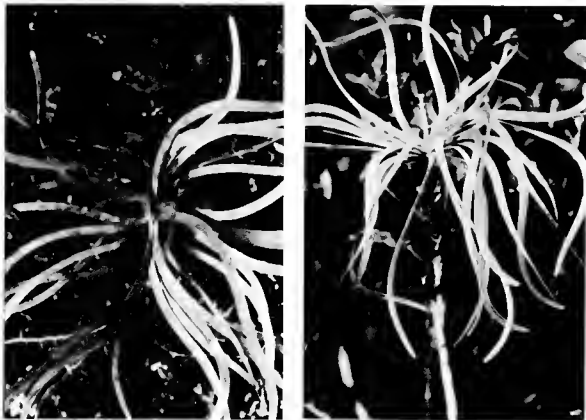
Le genre *Lomandra* Labill. (= *Xerotes* R. Br.) groupe une quarantaine d'espèces de Liliacées<sup>1</sup>. Un certain nombre d'entre elles sont de modestes monocaules à tige ligneuse dressée portant des feuilles distiques en deux séries théoriquement verticales.

Chez certains *Lomandra* à feuilles linéaires ou rubanées on trouve des limbes foliaires diversement arqués, courbés en spires, torsadés ou sinueux.

Le *Lomandra banksii* (R. Br.) Ewart (= *Xerotes banksii* R. Br.) est une plante curieuse du Queensland qui réunit ces caractères et qui paraît être, au sens de F. HALLÉ & OLDEMAN (1970), c'est-à-dire végétativement et par son architecture (modèle de CHAMBERLAIN), une espèce plus archaïque que les autres. Nous allons montrer qu'en Nouvelle-Calédonie il en existe une espèce voisine, décrite par SCHLECHTER, parfois contestée quoique bien distincte et, semble-t-il, plus curieuse encore.

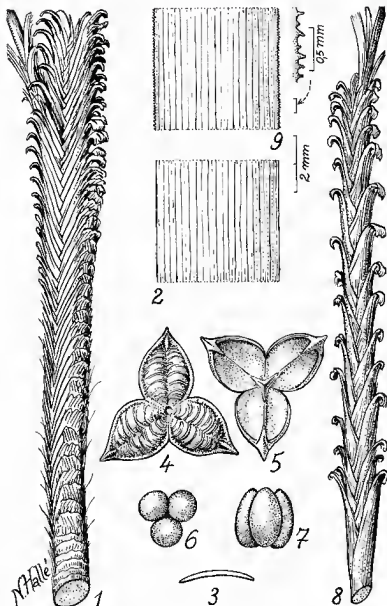
La description originale, par R. BROWN, de l'espèce australienne, parue en 1810, indique que cette plante à tige dressée a des feuilles distiques planes et *scabres sur la marge*. En 1978, BENTHAM dans sa monumentale Flore

1. Sensu stricto *Xanthorrhoeaceae* pour certains botanistes



Pl. 1. — *Lomandra insularis* Schlechter : à droite, haut de plante vu de profil ; à gauche, jeune pied vu par dessus. — Plaine des Laes, 1979 ; photos N. HALLÉ.





Pl. 2. — *Lomandra insularis* Schlechter : 1, portion de tige sèche haute de 21 cm, avec en haut à gauche la base d'une vieille inflorescence, limbes tombés, torsion de 90° pour 20 cm de tige; 2, détail de limbe foliaire; 3, coupe transversale de limbe foliaire vivant; 4, capsule mûre et sèche à valves larges de 5,5 mm, face externe; 5, la même vue par la face interne; 6, les 3 graines d'un fruit à soc, faiblement adhérentes entre elles, vues par dessus; 7, même groupe vu latéralement, hauteur 4 mm. — *Lomandra banksii* (R.Br.) Ewart : 8, portion de tige vue de profil (même échelle que 1) avec base d'inflorescence en haut à droite; 9, détails du limbe foliaire montrant les marges scabres. (1, 2, Guillaumin & Baumann-Bodenheim 11356; 3, MacKee & N. Hall<sup>2</sup> 36978; 4-7, Virot 714; 8, 9, Banks & Solander, 1770.

d'Australie, précise encore que les feuilles sont étalées, que leur longueur atteint 33 cm et la largeur environ 6 mm, et que les bases foliaires engainantes ont d'étroites marges scarieuses. BENTHAM ne répète pas que les marges sont scabres et c'est dommage; mais sa clé (p. 95) précise que tous les segments périnthates de la fleur ♂ sont libres depuis la base. Un isotype (Banks & Solander, 1770), déposé à Paris, montre à la loupe les très fines denticulations des marges foliaires (Pl. 2) qui ont échappé à GUILLAUMIN et qui sont inexistantes sur les *Lomandra* de Nouvelle-Calédonie.

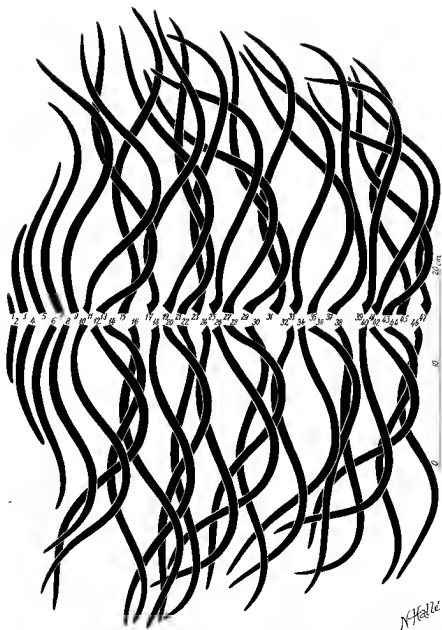
En 1908, SCHLECHTER reconnut le premier *Lomandra* de Nouvelle-Calédonie et le décrit d'après une récolte de LE RAT (326 A, Mt Mou). Le *Lomandra insularis* Schlechter se distingue aisément du *L. banksii*; mais SCHLECHTER, ne disposant peut-être pas de matériel de ce dernier, fit des comparaisons avec des espèces australiennes beaucoup moins affines. La description originale de SCHLECHTER précise que la fleur ♂ présente 3 segments intérieurs connés presque jusqu'au milieu.

En 1913, GUILLAUMIN ne disant mot du travail de SCHLECHTER (qui n'est répertorié à l'Index de Kew qu'en 1913, suppl. 4), établit une forme nouvelle du *Xerotes banksii*. L'un de ses syntypes est identique au matériel décrit par SCHLECHTER, *Le Rat* 286, Mt Mou. Les caractères descriptifs qui établissent cette forme sont faibles, mais il convient de souligner une erreur grave qui s'est glissée dans la diagnose : GUILLAUMIN écrit « les segments internes du périanthe ne sont pas connés presque jusqu'au milieu comme cela a lieu chez le *X. banksii* type ». Or c'est le contraire, les échantillons analysés à nouveau confirment les observations de SCHLECHTER comme aussi celles inédites de PANCHER (mss. in herb., Mus. Néocal. 527) vues par GUILLAUMIN. Les segments internes sont bien soudés entre eux, de la base presque jusqu'au milieu. Et pour *X. banksii*, nous avons souligné que BENTHAM dit bien le contraire. Il ajoute que c'est l'espèce suivante de sa Flore, *X. dura* F. Muell., qui présente des segments internes connés presque jusqu'au milieu.

En définitive l'espèce de Nouvelle-Calédonie, *Lomandra insularis* Schlechter est bien distincte et d'ailleurs encore plus remarquable que sa proche parente *L. banksii*. Son axe ligneux peut atteindre en hauteur 1-2 (-3) m et peut-être même jusqu'à 5 m si l'on en croit LE RAT (2117 « variété arborescente »). Ses limbes foliaires, à la fois rubanés et sinueux en plan, sont d'un aspect et d'un mode d'arrangement très insolite<sup>1</sup>; en herbier ils ne paraissent différer de ceux de *L. banksii* que par leurs marges parfaitement lisses. L'épiphytisme occasionnel indiqué par SCHLECHTER, sans doute d'après LE RAT, est sûrement accidentel. En 1922 GUILLAUMIN, sans un mot de commentaire, note *L. insularis* comme synonyme de sa forme *neocaledonica*<sup>2</sup>.

1. Le limbe arrive dans des cas extrêmes à former des arcs de 180° (MacKee 13595).

2. Dans les travaux de GUILLAUMIN nous avons rencontré 10 déterminations du *L. insularis* sous le nom de *Xerotes banksii* var. *neocaledonica*: 1913 (p. 383); 1922 (p. 106); 1933 (p. 327); 1934 (p. 462); 1948 (p. 288 et 378); 1952 (p. 13); 1953 (p. 77); 1956 (p. 132 et 410). VIROT a fait deux mentions semblables en 1956 (p. 211 et 305).



Pl. 3. — *Lomandra insularis* Schlechter : plan des limbes foliaires de 47 feuilles consécutives d'un pied stérile vigoureux haut d'environ 1 m; les feuilles les plus jeunes sont à gauche; les limbes ont été séparés de leur gaine par une coupure aux ciseaux effectuée horizontalement; tous les limbes sont vus par la face supérieure. On voit que, sans régularité apparente, les bases sont diversement tordues et que d'autre part, les plus grandes ondes de courbure sont tantôt proximales, tantôt distales.

## REMARQUES MORPHOLOGIQUES ET PHYLLOTAXIQUES

1. Les feuilles du *L. insularis* sont très serrées entre elles : 40 à 60 paires pour 10 cm de tige. Les deux lignes latérales d'insertions foliaires ne sont pas des orthostiques mais des hélices faiblement tordues et dextres; aucune torsion sénestre n'a été rencontrée. Le type du *L. banksii* (récolté par BANKS) a des feuilles moins serrées, 12 paires environ pour 10 cm de tige, et ne montre pas sensiblement de telles torsions.

2. Chez *L. insularis* les limbes sont pratiquement des plans; en réalité sur le vivant ils sont très faiblement convexes à la face supérieure; il n'y a ni pli longitudinal, ni nervure principale médiane; ils sont courbés 2 à 4 fois en ondes sinueuses longues. La largeur du limbe est réduite sur les jeunes pieds chétifs et sur les bouquets terminaux des très vieux pieds devenus rameux ce qui est connu comme critère de système végétatif archaïque; la plus petite largeur observée est de 2 mm (Guillaumin 12137); la plus grande largeur de 12 mm (Hürlimann 440). La longueur varie de 15 à 45 cm; les limbes les plus larges sont aussi les plus longs et les dimensions des feuilles sont en rapport avec la grosseur de l'axe; les tiges grêles ont des feuilles étroites, les tiges vigoureuses des feuilles larges.

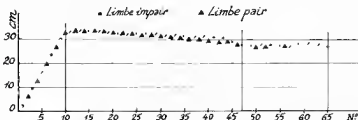


Fig. 4. — *Lomandra insularis* Schlechter : même pied que la planche 3; diagramme des longueurs axiales des limbes foliaires : feuilles numérotées de 1 à 65 sauf quelques feuilles impaires manquantes entre 47 et 65. On remarque la grande régularité de croissance des 10 premières feuilles qui sont en fait les dix dernières dans l'ordre d'apparition. Les feuilles 1 à 47 sont celles qui ont été figurées en plan à la Pl. 3.

3. Les limbes sont sessiles et leurs bases persistantes sont, au-dessus de la partie demi-engageante et longue de 1-3 cm, obliquement arquées d'un côté ou de l'autre de la ligne des insertions. Il y a parfois une certaine régularité d'alternance dans ces torsions mais parfois aussi plusieurs feuilles successives ont des bases tordues d'un même côté.

4. Notre problème, après avoir montré la variation des contours foliaires (Pl. 3) sera de tenter de trouver la raison d'être de l'apparente inconséquence d'une telle morphologie.

5. Dans le bourgeon terminal et à la sortie des jeunes limbes faiblement arqués, rien ne permet de prévoir le sens des torsions ultérieures. Le limbe juvénile tendre s'allonge puis s'étale et c'est avant de devenir raide, et semble-t-il à l'ombre des plus jeunes feuilles qui lui succèdent, qu'il subit des torsions

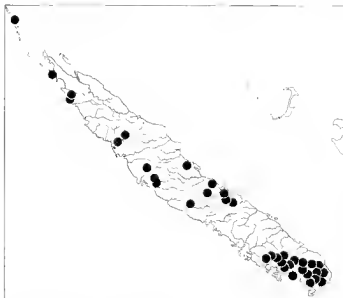


Fig. 5. — Répartition de *Lomandra insularis* Schlechter. La localité Poum, citée par RENDLE (Compton 3378) a été ajoutée.

qui favorisent son étalement optimal à la lumière. C'est notre hypothèse de considérer que l'ombre portée par une feuille supérieure serait responsable de l'orientation prise ultérieurement par une inférieure. Ceci explique surtout la torsion de la future région d'abscission entre limbe et gaine.

6. Une tige très vigoureuse peut avoir un grand nombre de feuilles successives vers son extrémité, et dans ce cas les recouvrements rapides et nombreux sont peut-être responsables de l'irrégularité des torsions de bases successives. A un rythme ou débit moyen ou lent d'apparition foliaire, semble correspondre les fréquentes belles séries de feuilles alternativement arquées vers la droite ou vers la gauche.

7. La silhouette ébouriffée des pieds de *Lomandra* paraît étrange et déroutante au premier abord; mais cette espèce (avec peut-être aussi *L. banksii* que nous ne connaissons qu'en herbier) paraît avoir résolu d'une façon originale, peut-être unique, un problème capital pour la majorité des plantes : étaler au mieux leur feuillage pour tirer le meilleur parti de la source lumineuse qui fait vivre. Par analogie avec la « distichie secondaire » (F. HALLÉ & al., 1978, p. 18-19), on pourrait ici parler de « polystichie secondaire ».

8. La solution la plus répandue pour obtenir une bonne exposition foliaire à la lumière est celle qui est réalisée à la perfection dans le système phyllotaxique alterne avec angle de divergence d'environ  $137^{\circ}5$ . Toutes les

feuilles peuvent alors être égales sur un axe orthotrope. Mais pour une tige dressée à feuillage serré distique, une solution convenable était difficile à trouver, surtout sans pétiole et sans pli médian du limbe. Le *Lomandra insularis* est-il un cas unique? Les torsions des lanières des feuilles cotylédonaire de *Welwitschia* n'offrent-elles pas une certaine similitude d'expression?

**MATÉRIEL ÉTUDIÉ :** Les herbiers suivants constituent pour cette espèce la collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Pour les localités voir la carte (fig. 5).

Aubréville & Heine 153; Balansa 676, 927, 2245; Baumann-Bodenheim 6213; Bernardi 9415; Bernier 40; Blanchon 534; Buchholz 1775; Cribbs 1609; Däniker 219; Franc 194 A, 1580 A; Godefroy 120; Guillaumin & Baumann-Bodenheim 6672, 11040, 11356, 11616, 11786, 12137, 12241, 12314; Hurlimann 440; Le Rat 7, 286, 326, 661, 2117; MacKee 2463, 3364, 13595, 14819, 15854, 20408, 21242, 22184, 29982, 30496, 33206, 34284; MacKee & N. Hallé 36978; Pancher Mus. Néocal. 527/1386 (= 1166<sup>1</sup>); Phillips & Schmid 3158; Thorne 28092; Vieillard s.n., 1386; Virot 714.

**FLORAISON :** de (juillet ou) septembre à avril.

**FRUCTIFICATION :** de février à juillet (ou septembre).

**ALTITUDE :** de 50 m (MacKee 13595) à 800 m (MacKee 21242).

**Matériel complémentaire noté à l'herbier ORSTOM-NOU par H. S. MACKEE :** Blanchon 380, R. Blanche; Jaffrè 2339, Boulinda, 1000 m; Nothis 334, Creek Pernod.

L'espèce n'est pas connue de l'île des Pins.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BENTHAM, G., 1878. — *Flora australiensis* 7, *Xerotes (Juncaceae)* : 94-110.  
 BROWN, R., 1810. — *Prodr. Fl. Nov. Holl.* 1, *Xerotes (Juncaceae)* : 259-263.  
 GUILLAUMIN, A., 1913. — Contribution à la Flore de la Nouvelle-Calédonie 17, *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* : 380-383.  
 GUILLAUMIN, A., 1922. — Contrib. 37, *ibid.* 28 : 103-108.  
 GUILLAUMIN, A., 1933. — Contrib. 61, *ibid.*, ser. 2, 5 : 322-327.  
 GUILLAUMIN, A., 1934. — Contrib. 64, *ibid.*, ser. 2, 6 : 456-463.  
 GUILLAUMIN, A., 1948. — Contrib. 87, *ibid.*, ser. 2, 20 : 279-290.  
 GUILLAUMIN, A., 1948. — Contrib. 89, *ibid.*, ser. 2, 20 : 354-380.  
 GUILLAUMIN, A., 1952. — Contrib. 97, *Acta Horti Gotoburg.* 19 (1) : 1-30.  
 GUILLAUMIN, A., 1953. — Contrib. 102, *Mém. Mus. Hist. Nat. (Paris)*, ser. B, 4 (1) : 1-82.  
 GUILLAUMIN, A., 1956. — Contrib. 110, *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)*, ser. 2, 28 (1) : 129-134.  
 GUILLAUMIN, A., 1956. — Contrib. 112, *ibid.*, ser. 2, 28 (4) : 406-411.  
 HALLÉ, F. & OLDEMAN, R., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, 178 p., Paris.  
 HALLÉ, F., OLDEMAN, R. & TOMLINSON, P. B., 1978. — *Tropical trees and Forests*, 441 p., Berlin.  
 SCHLECHTER, R., 1908. — Beiträge zur Kenntnis der Flora von Neu-Kaledonien, *Bot. Jahrb.* 40 (3), Beibl. 92 : 20.  
 VIROT, R., 1956. — *La végétation canaque*, Thèse, 398 p., Paris.

## CARACTÈRES COMPARÉS DU POLLEN DES ICACINACEÆ ET DES OLACACEÆ

D. LOBREAU-CALLEN

LOBREAU-CALLEN, D. — 30.05.1980. Caractères comparés du pollen des Icacinaceæ et des Olacaceæ, *Adansonia*, ser. 2, 20 (1) : 29-89. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Le pollen des *Olacaceæ* est comparé à celui des *Icacinaceæ*. Par l'ultrastructure de l'exine (structure granulée de la couche infratectale, sole fragmentée ou endosculptée sous la marge), le pollen des *Olacaceæ* se distingue nettement de celui des *Icacinaceæ*. La différenciation de la structure de l'exine est inverse dans les deux familles où il y a augmentation de la complexité de la structure de l'ectexine et de l'ornementation mais chez les *Olacaceæ*, il y a apparition d'endexine tandis que chez les *Icacinaceæ* au contraire, il y a perte de l'endexine.

ABSTRACT: The pollen of *Olacaceæ* is compared to the *Icacinaceæ* one. With the ultrastructure of exine (granulated infratectale layer; fragmented or endosculpted foot-layer under the margin), the pollen of *Olacaceæ* can be clearly distinguished from the *Icacinaceæ* one. The differentiation of structure of the exine is reversed in the two families: in the *Olacaceæ*, while there is complication of the exinous structure and the ornamentation, and appearance of endexine, in the *Icacinaceæ* on the contrary there is loss of endexine.

Danielle Lobreau-Callen, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Après avoir publié de nombreuses analyses du pollen des *Icacinaceæ*, de 1969 à 1977, nous nous proposons d'étudier les rapports palynologiques que ces dernières (Célastrales) et les *Olacaceæ* (Santalales) pourraient présenter.

Pendant longtemps, les *Olacaceæ* et les *Icacinaceæ* ont été considérées comme des tribus de la famille des *Oleaceæ* (ex. BENTHAM, 1862). Depuis MIERS (1851-1854) et BAILLON (1862), elles ont été le plus souvent considérées comme deux familles distinctes, les *Olacaceæ* comprenant les *Loranthineæ* et les *Santalineæ*, affines des Santalales et les *Icacinaceæ* (*Icacinæ* et *Phytocrenæ*) proches des Célastrales.

Actuellement, ces deux groupes systématiques sont distincts. Les rapports des Santalales avec les autres groupes systématiques sont très discutés : pour certains botanistes, il convient de rapprocher les Santalales des Amentifères (PULLE, 1950; LANJOUE, 1868), ou de les considérer comme des Angiospermes particulièrement archaïques et affines des Protéales (WETTSTEIN<sup>1</sup>, 1934; EMBERGER, 1960 qui sort les Olacales des Santalales

1. Pour WETTSTEIN, les Santalales seraient plus archaïques que les Polycarpiques et auraient eu une évolution parallèle à celles des Amentifères. En outre, ces divers groupes, comme les *Tricocceæ* (Euphorbiales) sont des *Monochlamydeæ*.

en précisant qu'elles sont très proches); pour ENGLER (1894), elles sont apparentées aux Aristolochiales. Deux raisons principales justifient ces opinions : la polycotylie caractéristique de beaucoup d'*Olacaceæ*, *Loranthaceæ*..., l'extrême simplicité du périanthe réduit généralement à un cycle... Pour REED, 1955; LANJOUW, 1968... les *Olacaceæ* et familles voisines présentent des caractères particuliers (anatomie, fruits...) aux Euphorbiales (*Euphorbiaceæ*, *Buxaceæ*...).

Les Santalales sont fréquemment considérées comme très proches des Célastrales : BENTHAM, 1862; FAGERLIND, 1948; HUTCHINSON, 1960...; pour TAKHTAJAN, 1969, 1973; CRONQUIST, 1969; WALKER & DOYLE, 1975... ce sont des *Rosideæ*; pour HICKEY & WOLFE, 1975..., ce sont des *Dilleniideæ*.

Dans les Célastrales où tous les genres sont autotrophes, nous avons pu établir deux groupes polliniques :

I. Le pollen a des replis de nature endexinique, la sole est absente : Célastrales s. str. (*Goupiaceæ*, *Siphonodontaceæ*, *Celastraceæ*, *Hippocrateaceæ*, *Stackhousiaceæ*); ce groupe est affine de celui des *Rosideæ*.

II. Le pollen est dépourvu de replis d'endexine, l'enchaînement des types polliniques se fait par les variations de structure de l'exine : Célastrales s.l. ( *Icacinaceæ*, *Aquifoliaceæ*, *Phellineaceæ*, *Sphenostemonaceæ*, *Oncothecaceæ*, *Salvadoraceæ*); plusieurs caractères du pollen sont communs avec ceux des *Dilleniideæ*.

L'ordre des Santalales est composé de familles d'importance variable : *Olacaceæ* (24 genres), *Santalaceæ* (30 genres), *Loranthaceæ* (36 genres), *Opiliaceæ* (8 genres), *Medusandraceæ* (1 genre), *Balanophoraceæ* (18 genres), *Grubbiaceæ* (2 genres).

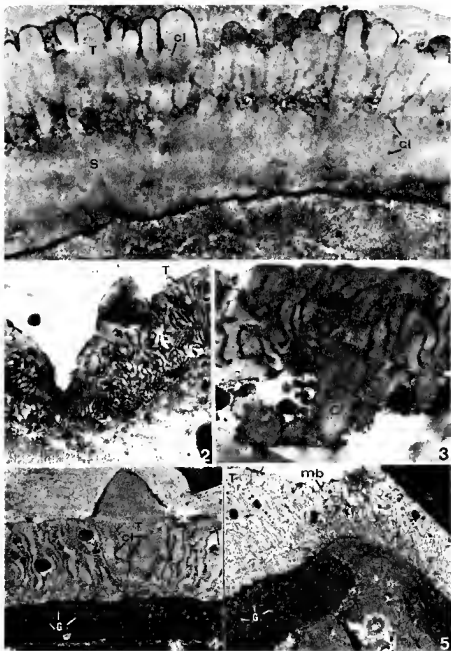
Les *Olacaceæ* possèdent des genres autotrophes (tribus des *Couleæ*, *Heisteriæ*, *Anacoloseæ p.p.*) et d'autres genres hémiparasites (tribus des *Anacoloseæ p.p.*, *Ximeniæ*, *Olacæ*, *Aptandreæ*, *Schæpfæ*); il en est de même chez les *Opiliaceæ*. Dans les autres familles, les genres sont parasites ou hémiparasites. Le pollen a des ouvertures dépourvues de replis comme le groupe II des Célastrales, donc comme les *Icacinaceæ*.

## MÉTHODE D'ÉTUDE

Le pollen des *Olacaceæ* a été étudié acétolysé en 1952 par ERDTMAN alors qu'à cette même époque REED (1955) publiait ses observations sur les grains non traités des Olacales. Récemment MAGUIRE, WURDACK & HUANG (1974) puis dernièrement FEUER (1977, 1978) ont utilisé un traitement à la potasse suivi d'une acétolyse (ébullition, 1<sup>o</sup>) 10 mn dans la potasse à 10 %; 2<sup>o</sup>) 10 mn dans le mélange acétolysant après rinçages à l'acide acétique).

De manière à pouvoir comparer nos résultats sur les *Olacaceæ* avec ceux obtenus pour les *Icacinaceæ* le pollen a été acétolysé pendant une minute (sauf indication particulière dans les planches : pollen non acétolysé), afin de préserver les exines au maximum (FAEGRI & IVERSEN, 1964; ROWLEY & PRIJANTO, 1977).





Pl. 1. — Icacinaceae — *Desmostachys planchoniana* Miers : 1, exine dans un intercolpium, tectum perforé de canalicules parallèles entre eux,  $\times 36250$ . — *D. brevipes* (Engl.) Sleumer : 2, coupe transversale d'un sillon,  $\times 16300$ ; 3, coupe de l'exine dans un intercolpium (par suite de la rétraction de la cellule pollinique lors de la dessiccation de l'échantillon, l'intine s'est décollée de l'exine et n'est donc pas visible), tectum présentant de nombreux canalicules anastomosés,  $\times 20000$ . — *D. tenuifolius* Oliv. : 4, intercolpium, tectum perforé de nombreux canalicules anastomosés, nombreux grains de sporopollenine reliés entre eux par une substance dense aux électrons,  $\times 8200$ ; 5, coupe transversale d'un sillon: membrane aperturale tectale avec de nombreux canalicules de large diamètre, pas de couche infratectale, intine épaissie,  $\times 5600$ .

Pour le MeT<sup>1</sup>, dans le cas du pollen des genres *Aptandra*, *Coula*, *Phanerodiscus*, *Scorodocarpus*, l'acétolysé a été suivie d'une inclusion dans le SPURR après déshydratations à l'alcool, puis d'une double coloration à l'acétate d'uranyl et au citrate de plomb. Dans le cas des genres *Heisteria*, *Ola*, *Ptychopetalum*, *Strombosia*, *Ximenia*, le pollen collecté en herbier et réhydraté dans l'eau tiède a été fixé dans le formaldéhyde et post-fixé dans le tétrahydroxyde d'osmium, puis inclus dans le SPURR ou l'EPON (*Ximenia*) après déshydratations à l'alcool et enfin coloré à l'acétate d'uranyl et au citrate de plomb.

Le matériel étudié provient des herbiers de Paris et de Kew pour la plus grande partie; pour quelques espèces, il est issu des herbiers de Berlin, du British Museum, de Calcutta, d'Utrecht et de Rio de Janeiro.

La terminologie utilisée est celle de FAEGRI & IVERSEN (1964), VAN CAMPO & LUGARDON (1973), DOYLE & al. (1975), VAN CAMPO (1977).

# LISTE DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES POUR L'ENSEMBLE DES PLANCHES :

C = columelles; Cl = canalicules; E = endexine; f = forams; G = grains de la couche infractectale; G ind = couche infractectale avec une structure indifférenciée; h = hiatus endexinique; ic = intercolpium; i = intine; lm = lamelle tripartite; mb = membrane aperturale; p = perforations; Po = pôle; pd = pôle distal; pp = pôle proximal; S = sole; Sa = sole fragmentée en amas; Sl = sole délaminée; T = tectum; tr = trabécules; U = orbicules; V = verrues.

Nos observations portent sur les 24 genres de la famille. Les genres, *Phlebocalymna* et *Worcesterianthus* ont parfois été placés dans les *Oleaceae*. SLEUMER (1935-1942) a considéré que le genre *Phlebocalymna* était synonyme de *Gonocaryum* (*Isacinaeae*), ce que nous avons confirmé dans notre étude palynologique (1972-1973).

AIRY SHAW (1966), pour sa part, réunit les genres *Worcesterianthus* au *Microdesmis* (*Pandaceae*). Le pollen des *Worcesterianthus* (Pl. 20, 17, 18) est tricolporé équiaxe ou faiblement bréviaxe ( $P = E = 21 \mu m$ ). L'exine est finement réticulée ou tectée perforée; la marge est diffuse et tectée perforée. La couche infractectale est columellaire, la nexine relativement épaisse présente des endo-cracks bien caractéristiques. Le pollen de *Microdesmis* est nettement plus petit ( $P = 15 \text{ à } 18 \mu m$ ); l'exine est plus mince, les mailles

1. MeT = Microscopie électronique à transmission.

Pl. 2. — *Oleaceae* ( $\times 1000$ ). — *Coula edulis* Baill. : 1, aperture complexe; 2, vue méridienne. — *Minquartia guianensis* Aubl. : 3, grain colpé; 4, colpus de face; 5, grain colpé; 6, vue polaire. — *Ochanostachys amentacea* Mast. : 7, colpus de face; 8, coupe optique méridienne; 9, pôle distal verruqueux; 10, pôle proximal lisse; 11, pôle distal. — *Curupira teleensis* Blied. : 12, intercolpium finement échinulé. — *Heisteria acuminata* (H.B.K.) Engl. : 13, colpus de face; 14, pôle distal verruqueux; 15, pôle proximal finement réticulé. — *H. amazonica* Sleumer : 16, vue méridienne. — *H. brasiliensis* Engl. : 17, intercolpium; 18, pôle proximal; 19, colpus. — *H. densifrons* Engl. : 20, colpus de face; 21, intercolpium. — *H. laxiflora* Engl. : 22, vue méridienne; 23, pôle proximal. — *H. micrantha* Huber : 24, colpus. — *H. microcalyx* Sagot : 25, sillon de face; 26, endoaperture. — *H. minor* Glaz. : 27, colpus. — *H. ovata* Benth. : 28, colpus. — *H. parvifolia* Sm. : 29, intercolpium d'un grain bréviaxe. — *H. pentandra* Engl. : 30, intercolpium; 31, pôle proximal; 32, pôle distal. — *H. microcalyx* : 33, coupe optique subéquatoriale. — *H. citrifolia* Engl. : 34, colpus de face; 35, pôle distal; 36, intercolpium. — *H. cyanocarpa* Poepp. & Engl. : 37, coupe méridienne; 38, colpus et pôle proximal finement réticulé; 39, pôle distal verruqueux. — *H. pallida* Engl. : 40, aperture complexe de face; 41, intercolpium; 42, coupe méridienne; 43, pôle distal; 44, pôle proximal. — *H. scandens* Ducke : 45, intercolpium; 46, pôle distal; 47, pôle proximal; 48, colpus et intercolpium. — *H. silvanii* Schwacke : 49, vue méridienne passant par deux apertures; 50, pôle proximal. — *H. spruceana* Engl. : 51, sillon; 52, endoaperture. — *H. surinamensis* Amsl. : 53, aperture; 54, vue méridienne. — *H. zimmereri* Engl. : 55, pôle distal et colpus. — *H. silvanii* Schwacke : 56, aperture de face.



du réseau sont relativement grandes par rapport à la largeur du mur qui peut présenter une micro-crête (*M. puberula*, inédit); le sillon qui n'est pas entouré d'une marge peut présenter un opercule au niveau de l'équateur (ex. *M. puberula*); par contre, la nexine est distinctement endocraquelée comme chez *Worcesterianthus*. Le pollen de ce dernier est donc bien différent de celui de *Microdesmis*.

Comparé à celui des deux autres *Pandaceæ*, *Panda* (LOBREAU-CALLEN, 1969 a, b) et *Galearia*, le pollen des *Worcesterianthus* montre un système apertural et une nexine endocraquelée identiques; l'exine relativement épaisse rappelle également celle de *Panda*, tandis que le tectum régulièrement perforé est semblable à celui de *Galearia*.

Tout en étant différent de celui de *Microdesmis*, le pollen de *Worcesterianthus* semble cependant bien apparenté à celui de la famille des *Pandaceæ*.

## CARACTÈRES DU POLLEN DES ICACINACEÆ ET DES OLACACEÆ

### A. CONTOUR DU POLLEN (Pl. 2; 5; 9; 15; 17 et Schéma 1)

Dans les  *Icacinaceæ*  comme dans les  *Olacaceæ* , le pollen est subsphérique lorsqu'il a de petites dimensions et qu'il est isopolaire ou subisopolaire. Lorsqu'il est de grande taille, le pollen est alors sphérique ou plus ou moins aplati et isopolaire chez les  *Icacinaceæ* , et nettement aplati ou isopolaire (*Anacolosa*, *Cathedra*, *Phanerodiscus*, *Ptychopetalum*, *Olax p.p.*: espèces non australiennes, *Liriosma*) ou hétéropolaires (*Olax p.p.*: espèces d'Australie, *Schöpfia*, *Aptandra*, *Ongokea*, *Harmandia*) chez les  *Olacaceæ* . Dans les deux familles le pollen peut être de très petites dimensions; dans ce cas, il est bréviaxe, isopolaire chez les  *Icacinaceæ*  (*Stemonurus*, *Lasianthera*, *Discophora*, *Medusanthera*...), hétéropolaire chez les  *Olacaceæ*  (*Ongokea*, *Aptandra*), ou sphérique (*Icacinaceæ*: *Pyrenacantha*, *Polycephalum*).

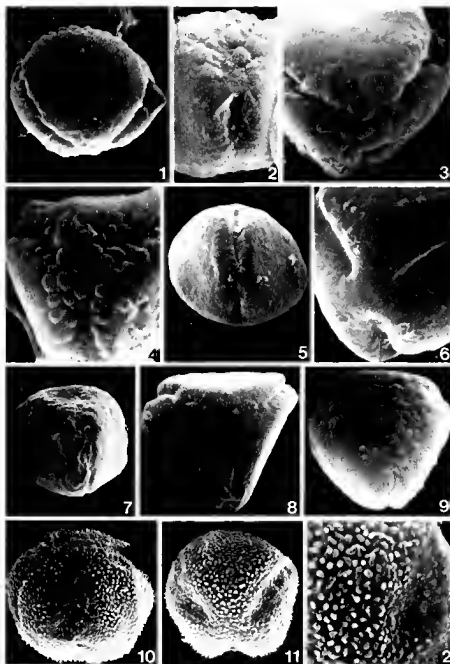
### B. FORME ET DISPOSITION DES APERTURES

Pollens colpés et colpés : Pl. 2; 3; 5; 6, 5, 13; 7, 1; 10, 15; 11; 22.

Pollens porés et poropés : Pl. 9; 15; 16; 20, 9.

Le pollen est colpé, colpé ou poré dans les deux familles.

La membrane aperturale est lisse, scabre ou finement granuleuse chez les  *Icacinaceæ* . Par contre elle est abondamment granuleuse dans les  *Olacaceæ* , voir même finement verruqueuse (*Strombostia*), mais dans la tribu des  *Couleæ*  et le genre *Chaenochiton* elle est scabre, légèrement granuleuse au niveau de l'ouverture interne, vers l'équateur. Chez les  *Icacinaceæ*  uniquement elle peut avoir la même ornementation que le reste de l'exine (ex. : *Sarco stigma*).



Pl. 3. — *Coula edulis* Baill. : 1, intercolpium,  $\times 3250$ ; 2, aperture, 5000; 3, pôle proximal,  $\times 5000$ ; 4, pôle distal,  $\times 5000$ . — *Minquartia guianensis* Aubl. : 5, colpus de face,  $\times 2800$ ; 6, vue polaire,  $\times 5000$ . — *Ochanostachys amentacea* Mast. : 7, colpus de face,  $\times 2800$ ; 8, pôle proximal,  $\times 3250$ ; 9, pôle distal,  $\times 3250$ . — *Curupira tefeensis* Black : 10, sillon de face,  $\times 2500$ ; 11, vue polaire,  $\times 2500$ ; 12, exine échinulée et membrane aperturale finement verruqueuse,  $\times 5000$ .

Le contour de l'aperture externe varie. Dans les deux familles, il s'agit généralement d'un sillon allongé; il est étroit notamment dans les *Olacaceæ* (*Couleæ*, *Heisteria*, *Aptandropsis*, *Chaunochiton*, *Strombosia*). Alors que dans les *Icacinaceæ*, les extrémités des sillons sont toujours aiguës et libres, chez les *Olacaceæ*, il y a tendance à la parasyncolpie au pôle distal (ex. : *Schæpfia*) et syncolpie au pôle proximal (*Coula*, *Heisteria*, *Aptandropsis*). La syncolpie est totalement réalisée dans le genre *Schæpfia*. La tendance à la parasyncolpie correspond à une sorte de ramification de l'extrémité des sillons vers le pôle distal au niveau de l'endoaperture comme chez les *Thesieæ* dans les *Santalaceæ* (FEUER, 1977; LOBREAU-CALLEN, sous presse). Le sillon est généralement orienté perpendiculairement à l'équateur dans les deux familles mais chez les *Olacaceæ*, il est parfois parallèle à l'équateur (*Aptandra zenkeri*); ce caractère n'existe pas chez les *Icacinaceæ*, mais se rencontre couramment dans les grains des *Sphenostemonaceæ*, famille palynologiquement proche de ces dernières.

Chez les grains porés ou pororés, la membrane aperturale est circulaire, tant chez les *Icacinaceæ* que chez les *Olacaceæ* (*Harmandia*, *Olax p.p.*, espèces non australiennes, *Liriosma*, *Anacolosia*, *Phanerodiscus*, *Cathedra* ou elliptique arrondie aux extrémités (*Olax p.p.* espèces non australiennes, *Ptychopetalum*, *Brachynema*). Parfois, cette membrane est peu différenciée (*Sarcostigma*, *Rhyticaryum*...) et disparaît même (*Gonocaryum*, *Pyrenacantha*, *Iodes*...) en ayant la même ornementation que le reste de l'exine chez les *Icacinaceæ* essentiellement.

Au McT, la membrane aperturale est généralement due à une modification du tectum fortement aminci à ce niveau et peu ornementé dans les *Icacinaceæ*, très ornementé dans les *Olacaceæ*. Dans les grains tricolporés de petites dimensions des *Icacinaceæ* (*Platea*), la membrane aperturale est due à la fois à un amincissement du tectum et aussi de la sole.

Les apertures internes sont fréquentes et équatoriales chez les *Icacinaceæ* et presque toujours présentes chez les *Olacaceæ* où elles sont équatoriales ou subéquatoriales lorsqu'elles sont au nombre de trois ou de quatre. Le contour est soit :

— ovale et subcirculaire, de petites dimensions dans les grains colporés des *Icacinaceæ* à petits pollens et de nombreuses *Olacaceæ* (*Couleæ*, *Heisterieæ p.p.* à grains subisopolaires, *Anacoloseæ p.p.*, *Aptandreæ*, *Olaceæ*, *Schæpfieæ* (Pl. 9, 2, 14, 25; Pl. 15, 27);

— subrectangulaire ou elliptique allongée parallèlement à l'équateur et de grandes dimensions : *Icacinaceæ*, *Olacaceæ p.p.* (*Scorodocarpus p.p.*), *Strombosia p.p.*, *Ximenia*, *Miquartia p.p.* (Pl. 2, 5; 5, 8, 17; 20, 5);

— elliptique, très allongée en forme de sillon (grains tricolpés) essentiellement chez les *Olacaceæ* (*Heisterieæ*, *Couleæ*, *Curupira p.p.*, *Scorodocarpus p.p.*, *Strombosia p.p.*) puisque les grains tricolpés des *Icacinaceæ*, comme certains grains d'une *Olacaceæ*, *Curupira p.p.*, n'ont pas d'aperture interne : *Desmostachys*... (Pl. 2, 3, 4, 7, 26; Pl. 5, 3, 7, 26);

— circulaires chez les grains porés des *Icacinaceæ* et des *Olacaceæ*.



Pl. 4. — *Coula edulis* Baill. : 1, coupe subéquatoriale de l'exine dans un intercolpium et dans la marge,  $\times 33000$ ; 2, structure de l'exine à l'aperture : sole délamifiée à la base et constituée d'amas au sommet, couche infratectale non différenciée,  $\times 33000$ ; 3, détail de la structure de l'exine à la marge,  $\times 110000$ ; 4, détail de la structure de l'exine dans l'intercolpium, couche infratectale non différenciée,  $\times 110000$ ; 5, coupe submériidienne de l'exine passant par le pôle distal, l'aperture,  $\times 33000$ .

Chez les *Icacinaceæ*, comme chez les *Olacaceæ* à pollens porés, les ouvertures internes peuvent être au nombre de 6. Dans les *Icacinaceæ*, le pollen est alors soit équatorialporé (ex. *Natsiatum*), soit périporé (*Stachyanthus*, *Rhyticaryum elegans*, *Sarcostigma*, *Miquelia*, *Phytocrene*, *Chlamydocarya*). Chez les *Olacaceæ* par contre, il n'y a pas de périporie, mais dipolaroporie (*Anacolosa*, *Cathedra*, *Phanerodiscus*): les ouvertures internes sont parfaitement circulaires et disposées par trois à chacun des deux pôles, de façon symétrique.

## C. STRUCTURE DE L'EXINE DANS L'INTERCOLPIUM

### TECTUM

Très ornémenté, souvent échinulé chez les *Icacinaceæ*, il est généralement lisse chez les *Olacaceæ*, perforé ou non (*Schœpfiæ*, *Coulex*), massif et souvent régulier. Il présente de nombreux foramens régulièrement disposés dans une *Icacinaceæ*, *Alsodelopsis*, et irrégulièrement groupés en nuages dans une *Olacaceæ*, *Ptychopetatum* (Pl. 19, 4, 5).

Dans le cas de *Desmostachys* (Pl. 1), le tectum présente de nombreux canalicules, tous parallèles entre eux (*D. planchonianus*) ou fortement anastomosés et très contournés chez *Desmostachys tenuifolius*, *D. brevipes*... Le tectum recouvre tout le grain chez les *Icacinaceæ* et la plupart des *Olacaceæ*, mais n'est présent qu'au niveau de la marge et des arêtes du pollen chez une *Olacaceæ* (*Chaunochiton*, Pl. 5 et 6).

### COUCHE INFRATECTALE

Elle est columellaire chez les *Icacinaceæ*, à l'exception d'une espèce du genre *Desmostachys* et d'un seul genre des *Olacaceæ*, *Chaunochiton* (2 espèces, Pl. 5 et 8).

Elle est grenue dans la plus grande partie des *Olacaceæ* et dans une espèce d'*Icacinaceæ* : *Desmostachys tenuifolius* où des grains sont visibles

- Pl. 5. — *Chaunochiton kappleri* (Sagot) Ducke : 1, vue polaire; 2, sillon de face; 3, endoaperture de face. — *C. loranthoides* Benth. : 4, coupe optique équatoriale; 5, vue polaire. — *Scorodocarpus boreoensis* Becc. : 6, vue polaire avec un tectum largement perforé; 7, grain colpé; 8, grain colpore; 9, intercolpium à tectum rarement perforé d'un grain bréviaxe. — *Diogoia zenkeri* (Engl.) Exell & Mendonça : 10, ouverture complexe, marge; 11, intercolpium réticulé. — *Sirombosiaopsis tetrandra* Engl. : 12, intercolpium; 13, membrane aperturale verruqueuse dans la région de l'endoaperture; 14, vue méridienne au niveau de deux membranes aperturales verruqueuses. — *Tetrastylidium engleri* Schw. : 15, marge et ouverture complexe; 16, intercolpium réticulé. — *Strombosia grandifolia* Hook. f. : 17, coupe optique méridienne d'un grain bréviaxe, passant par une ouverture complexe; 18, grain longiaxe colpé; 19, colpus. — *S. javanica* Bl. : 20, grain bréviaxe; 21, vue polaire. — *S. pustulata* Oliv. : 22, grain colpé; 23, coupe méridienne. — *S. schefleri* Engl. : 24, pôle distal; 25, intercolpium; 26, grain colpé; 27, grain colpore, intercolpium. — *S. pustulata* Oliv. : 28, pôle distal; 29, grain colpore. — *S. philippinensis* (Baill.) Rolf : 30, intercolpium. — *Cathedra guianensis* Sandw. : 31, coupe optique équatoriale. (Tous  $\times 1000$ ).





sous le tectum et noyés dans une couche dense aux électrons. Dans les *Olacaceæ*, la couche infratectale n'est pas clairement structurée : chez les *Couleæ* (*Coula*), elle est constituée de quelques rares grains, mais à la surface de la sole des amas sont largement soudés; chez *Heisteria* et *Aptandropsis*, le contour des grains est mal défini dans l'intercolpium et au pôle distal : la structure indifférenciée de la couche infratectale rappelle celle de *Degenaria* (DAHL & ROWLEY, 1965). Dans toutes les autres tribus, la couche infratectale est nettement grenue; les grains de contour bien défini, sont disposés sur une ou plusieurs strates et plusieurs sont soudés à la sole.

Lorsque les grains sont disposés sur une seule strate (Pl. 11, 11; 12, 1, 2; 13, 2-5; 14, 5; 16, 15; 19, 3, 4; 20, 8, 10; 21, 3; 22, 10), ils sont ellipsoïdaux, allongés parallèlement au tectum et (ou) irréguliers (*Scorodocarpus*, *Strombosia*, *Schæpfia* sect. *Codonium*) sphériques plus ou moins réguliers (*Cathedra*, *Phanerodiscus*, *Ptychopetalum*), pyriformes ou coniques (*Anacolosia*, *Aptandra*, *Ptychopetalum*). Dans ces derniers cas, la structure grenue tend à être columellaire. Dans les genres *Anacolosia*, *Aptandra* et *Schæpfia* sect. *Codonium*, entre les gros grains, on peut observer plusieurs petits grains sphériques (*Schæpfia*) ou ellipsoïdaux allongés parallèlement à la surface du tectum, disposés sur 1 (*Aptandra*, *Strombosia*) à 3 strates (*Anacolosia*).

Lorsque les grains sont disposés sur plusieurs strates (Pl. 12, 7; 17, 7, 10, 11; 18, 1, 8, 9; 19, 1), chez *Ximenia*, *Liriosma*, *Olax* et *Schæpfia* sect. *Schæpfia* et *Schæpflopsis*, en gradient les plus gros étant soudés à la sole dans ces trois derniers genres. En outre, ils peuvent être reliés entre eux en chapelets (*Olax*). Chez *Ximenia*, les diverses strates de petits grains sont soudés entre elles par place et forment ainsi de gros amas orientés perpendiculairement au tectum.

#### SOLE

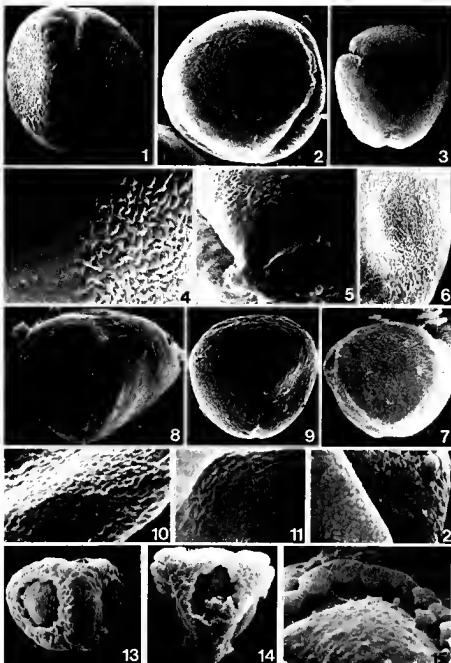
Généralement représentée chez les *Icacinaceæ* et toujours observée chez les *Olacaceæ*, elle est absente chez quelques rares *Icacinaceæ* (*Desmostachys p.p.*).

Elle est régulière dans sa partie profonde, chez la plupart des *Icacinaceæ*, *Olacaceæ*, mais peut être endosculptée et discontinue chez quelques genres d'*Icacinaceæ* (*Desmostachys vogelii*...) et d'*Olacaceæ* (*Schæpfia* sect. *Schæpfia*).

Dans sa partie la plus externe, la sole présente divers aspects :

- elle est régulière et lisse dans la plupart des *Icacinaceæ* (deux exceptions *Desmostachys p.p.* et *Mappia*) ainsi que chez quelques *Olacaceæ*: *Anacolosia*, *Aptandra*, *Cathedra*, *Liriosma*, *Phanerodiscus* (Pl. 11, 11; 13, 5; 14, 3, 5; 18, 8, 9; 21, 3);

- elle est irrégulière parce que constituée d'amas plus ou moins soudés entre eux dans une espèce d'*Icacinaceæ* (*Desmostachys vogelii*), et dans



Pl. 6. — *Heisteria brasiliensis* Engl. : 1, colpus,  $\times 4000$ ; 2, intercolpium,  $\times 4000$ ; 3, pôle proximal,  $\times 3000$ ; 4, marge lisse, intercolpium microruguloperforé,  $\times 8000$ . — *H. laxiflora* Engl. : 5, pôle proximal et marge lisses, intercolpium microruguloperforé,  $\times 6000$  — *H. minor* Glaz. : 6, intercolpium microrugulé,  $\times 6000$ ; 7, intercolpium,  $\times 3000$  — *H. microcalyx* Sagot : 8, aperture de face,  $\times 3000$ . — *H. ovata* Benth. : 9, aperture de face; 10, intercolpium microverruqueux,  $\times 8000$ . — *H. parvifolia* Sm. : 11, intercolpium microverruqueux,  $\times 6000$ . — *H. silvanii* Schwacke : 12, intercolpium microrugulé,  $\times 7500$ . — *Chaunochiton loranthoides* Benth. : 13, aperture de face, marges et intercolpium,  $\times 1000$ ; 14, vue polaire,  $\times 1000$ ; 15, sculpture de l'exine dans l'intercolpium et à la marge,  $\times 3750$ .

deux genres d'*Olacaceæ* : *Chaunochiton*, *Schæpfia* sect. *Schæpflopsis* (Pl. 7, 6; 8, 4, 5; 21, 5);

— elle est verruqueuse avec quelques cavités entre les verrues de même aspect que les grains de la couche infratectale, essentiellement dans les *Olacaceæ* : *Coula*, *Heisteria*, *Olox*, *Ptychopetalum*, *Strombosia*, *Ximenia* (Pl. 4, 1, 4; 7, 6; 13, 2; 17, 7, 12; 18, 1; 19, 1, 4).

La sole présente de nombreux foramens occupés par des particules denses aux électrons chez les grains non acétolysés dans un seul genre des  *Icacinaceæ* (*Alsodeiopsis*) et dans les genres de la tribu des *Olacæ* dans les *Olacaceæ* (*Olox* où les foramens sont alignés, *Liriosma* où ils sont dispersés et *Ptychopetalum* où ils sont groupés en nuages (Pl. 17, 7, 12; 18, 1, 8, 9; 19, 4, 5). Dans les  *Icacinaceæ* seulement elle peut présenter des canalicules : *Desmostachys planchonianus* (Pl. 1, 1).

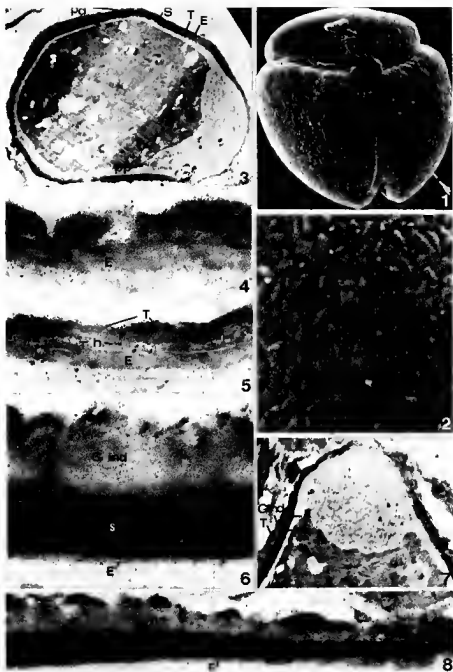
## ENDEXINE

Elle n'est visible qu'au McT dans les deux familles. Chez les  *Icacinaceæ* elle est soit plus, soit moins dense aux électrons que l'ectexine, alors que dans les *Olacaceæ*, elle est un peu moins contrastée que l'ectexine.

L'endexine est bien représentée et régulière chez les grains colpores des  *Icacinaceæ* (sauf *Alsodeiopsis*) et chez les grains colpés des *Olacaceæ*. Dans les grains porés des  *Icacinaceæ* comme dans les grains colpores et porés des *Olacaceæ*, tantôt il y a de l'endexine, tantôt elle est absente selon les genres : elle est absente dans le pollen tripore de *Mappianthus* ( *Icacinaceæ*) et de *Liriosma*, *Olox* et *Ptychopetalum* (*Olacaceæ*), dans les grains colpores de la tribu des *Couleæ*, des *Schæpfieæ* sect. *Schæpflopsis* et *Codonium* et dans le genre *Olox p. p.*, espèces australiennes (Pl. 4, 1, 4; 17, 7, 11, 12; 18, 1; 19, 3, 4, 8, 9; 22, 8, 10) et dans les grains colpés des  *Icacinaceæ*.

## D. STRUCTURE DE L'EXINE AUX APERTURES

La membrane aperturale est tectale dans la plupart des  *Icacinaceæ* et l'ensemble des *Olacaceæ*. Dans le genre *Platea* ( *Icacinaceæ*), elle est due à la fois au tectum modifié et à la sole extrêmement ténue. A la marge, le tectum est fréquemment aminci notamment dans les  *Icacinaceæ*. Dans les *Olacaceæ*, il ne subit aucune modification : *Couleæ*, *Anacoloseæ*, *Aptandreæ*, *Liriosma*, *Phanerodiscus*, *Schæpfia*, loin de la région polaire proximale (Pl. 4, 1-3; 11, 8; 13, 4, 6; 14, 4; 18, 6, 7; 21, 1, 2, 6). Chez *Schæpfia* sect. *Codonium*, le tectum est brusquement épaissi dans sa partie profonde, de chaque côté du sillon, au pôle proximal et constitue un étranglement. Dans la région de la syncolpie, les épaississements sont soudés deux à deux et ménagent ainsi une « chambre » occupée par de nombreux grains de la couche infratectale.



Pl. 7. — *Aptandropsis discophora* Ducke : 1, vue polaire,  $\times 4000$ ; 2, détail de l'exine dans l'intercolpium,  $\times 20000$ . — *Helsteria parvifolia* Sm. : 3, coupe méridienne passant par une ouverture et les deux pôles,  $\times 8200$ ; 4, structure de l'exine au pôle distal,  $\times 70000$ ; 5, structure de l'exine au pôle proximal,  $\times 70000$ ; 6, structure de l'exine dans l'intercolpium, couche infratectale indifférenciée,  $\times 70000$ ; 7, coupe transversale équatoriale d'une ouverture,  $\times 10000$ ; 8, détail de la structure de l'exine à la marge et dans l'intercolpium,  $\times 33000$ .

La couche infratectale est moins épaisse sous la marge ; dans les *Isacaceæ* les columelles sont moins hautes et dans les *Olaceæ* la couche grenue devient moins épaisse en n'étant plus réduite qu'aux grains souvent plus gros proches de la sole (ex. *Ximenia*) ou disparaît totalement (*Liriosma*). Dans quelques genres d'*Isacaceæ* et d'*Olaceæ*, la couche infratectale reste inchangée (ex. : *Mappianthus* dans les *Isacaceæ*; *Phanerodiscus* dans les *Olaceæ*).

La sole est progressivement amincie et disparaît même totalement à proximité des endoapertures dans la plupart des *Isacaceæ* à pollens colpés, colpés et porés sans annulus et dans deux *Olaceæ*, *Helsteria* (50 espèces environ) et *Aptandropsis* (2 espèces) genre très proche du précédent.

Par contre, chez les autres *Olaceæ*, la sole (Pl. 4; 8; 12, 3, 4; 17, 8; 18; 19, 5, 6; 21, 1, 2; 22, 5) est plus ou moins amincie et endosculptée à sa base (*Anacolosia*, *Liriosma*, *Olox*, *Phanerodiscus*) ou discontinue et constituée d'amas plus ou moins soudés entre eux surtout dans leur partie la plus externe (*Coulea*, *Chaunochiton*, *Scorodocarpus*, *Strombosia*, *Ptychopetalum*, *Aptandra*, *Schæpfia*...). Chez les *Couleæ* et les *Ximeniæ*, la sole est délimitée à l'aperture.

Dans les grains porés avec annulus, la sole est très épaissie constituant l'annulus et endosculptée à la base, mais jamais avec formation en amas discontinus (*Mappianthus*, *Whitmorea*, *Gonocarym*...).

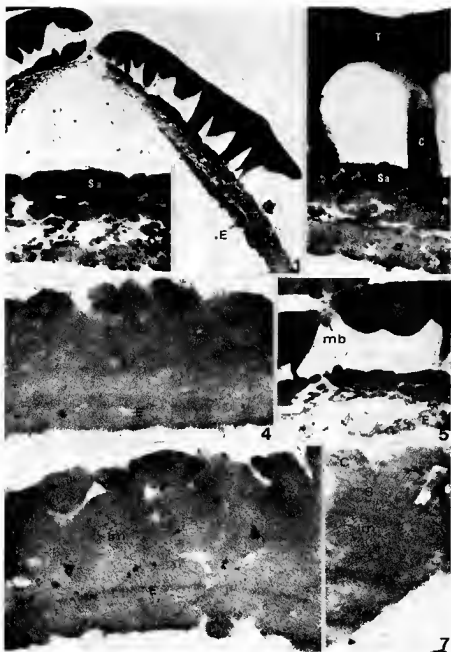
L'endexine est nettement épaissie et lamellaire dans la plus grande partie des *Isacaceæ* et de même épaisseur que dans l'intercolpium chez les pollens porés avec annulus; elle est toutefois absente chez *Mappianthus* et les grains colpés. Dans le genre *Alsodeiopsis* elle n'est présente qu'aux apertures.

Chez les *Olaceæ*, elle est également généralement lamellaire sous les apertures, où elle est peu épaissie. Lorsqu'elle n'est représentée qu'aux apertures, elle est constituée de grains qui occupent l'endoaperture (*Liriosma*, espèces non australiennes d'*Olox* : Pl. 18, 4-7) ou d'une mince couche hétérogène chez *Ptychopetalum* comparable à celle observée chez les *Aptandrea* (Pl. 19, 5, 6; 21, 2). Dans le genre *Schæpfia* sect. *Schæpfia* et *Codonium* (Pl. 22, 9), l'endexine est épaissie aux apertures internes; au pôle proximal, elle est présente, mais peu épaisse dans la région de la syncolpie. L'endexine est totalement absente dans les *Couleæ* et *Curupira*.

On a décrit 4 apertures dans le pollen du genre *Schæpfia*, mais les résultats en microscopie électronique montrent que les apertures équatoriales sont caractérisées par la présence d'endexine épaissie (Pl. 20, 9) tandis que l'aperture orientée en position proximale ne possède pas ces caractères (Pl. 22, 11). Observée au MeB<sup>1</sup>, la vue interne de l'exine ne révèle aucune aperture (Pl. 12, 6); cette structure localisée au pôle proximal n'est pas une aperture.

Lorsque le pollen est totalement dépourvu d'endexine, la sole est massive à l'aperture chez les *Isacaceæ*, alors qu'elle est lamellaire chez les *Olaceæ* (*Couleæ*, *Ximeniæ*).

1. MeB = Microscope électronique à balayage.



Pl. 8. — *Chaunochiton kappieri* (Sagot) Duche: 1, coupe transversale équatoriale d'une aperture et de la marge,  $\times 10000$ ; 2, détail de la structure de la sole et de l'endexine au bord de l'endoaperture,  $\times 40000$ ; 3, détail de la structure de l'exine à la marge,  $\times 40000$ ; 4, détail de la structure de l'exine dans l'intercolpium,  $\times 55000$ ; 5, membrane aperturale tectale,  $\times 20000$ ; 6, détail de structure de la sole et de l'endexine à proximité de la marge, présence de nombreuses lamelles,  $\times 70000$ ; 7, sole et endexine sous une columelle, nombreuses lamelles plus ou moins dénaturées par l'acétolyse,  $\times 55000$ .

CARACTÈRES DU POLLEN	<i>Icacinaceæ</i> pour 56 genres au total	<i>Olacaceæ</i> pour 24 genres au total
<i>Forme</i> : subéquiaxe . . . . .	39	12
longiaxe . . . . .	5	0
bréviaxe . . . . .	14	12
<i>Polarité</i> : isopolarie . . . . .	56	16
hétéropolarie . . . . .	0	8
<i>Ordre de symétrie</i> . . . . .	3 à 7	3
<i>Taille</i> : P varie de . . . . .	4 à 100 µm	10 à 20 µm
E varie de . . . . .	10 à 100 µm	10 à 30 µm
<i>Ornementation dans l'intercolpium</i> :		
— réseau ou microréseau . . . . .	14	3
— épines ou microépines . . . . .	25	1
— rugules ou microrugules . . . . .	1	3
— tectum lisse non perforé . . . . .	6	9
— tectum lisse ou scabre et perforé . . . . .	10	9
— clavés . . . . .	1	0
<i>Tectum avec des foramens</i> . . . . .	2	3
<i>Sole avec des foramens</i> . . . . .	1	3
<i>Apertures</i> :		
— colpée chez les grains :		
subéquiaxes . . . . .	5	1
longiaxes . . . . .	1	0
bréviaxes . . . . .	0	2
— colpée chez les grains :		
subéquiaxes . . . . .	22	12
longiaxes . . . . .	1	0
bréviaxes . . . . .	2	3
— porie : triporie ou stéphanoporie chez les grains :		
subéquiaxes . . . . .	10	1
longiaxes . . . . .	0	0
bréviaxes . . . . .	8	6
— porie : périporie chez les grains :		
subéquiaxes . . . . .	7	0
longiaxes . . . . .	0	0
bréviaxes . . . . .	0	0
— porie : dipolaroporie chez les grains :		
subéquiaxes . . . . .	0	4
longiaxes . . . . .	0	0
bréviaxes . . . . .	0	4

TABLEAU I : Ressemblance entre les caractères polliniques des 56 genres d'*Icacinaceæ* (LOBREAU-CALLEN, 1969 à 1977) et ceux des 24 genres d'*Olacaceæ*.

Lorsque dans un même genre, le pollen est de deux types morphologiques, nous en avons tenu compte s'il a une valeur spécifique (ex. *Gomphandra*, *Icacinaceæ* à pollen microéchinulé pour certaines espèces et microrugulé pour d'autres).



CARACTÈRES DU POLLEN	<i>Icacinaceæ</i>	<i>Olacaceæ</i>
Taille moyenne (P) . . . . .	25 µm	10 µm
Structure de l'exine dans l'intercolpium:		
— Ornementation visible au Mph . . . . .	80 % des genres	20 % des genres
— Absente (tectum lisse ou scabre perforé ou non) .	16 % des genres	40 % des genres
Canalicules dans le tectum . .	1/56 genres	0
Couche infratectale . . . . .	Columellaire (une exception 2 espèces dans un genre)	Grenue (une exception 1 genre 2 espèces)
Sole; — absente . . . . .	1/56 genres	0
— présente . . . . .	Lisse et progressivement réduite sous la marge ou endosculptée s'il y a un annulus	Endosculptée et scindée en amas vers l'aperture, jamais d'annulus ou lisse et progressivement réduite sous la marge dans un genre seulement
Endexine: — absente		
dans les pollens: colpés . .	6/56 genres	4/24 genres
colporés . . . . .	0	2/24 genres
porés . . . . .	1/56 genres	0
— présente à l'aperture		
dans les pollens: colpés . .	0	0
colporés . . . . .	1/56 genres (12 espèces)	1/24 genres (4 espèces)
porés . . . . .	0	3/24 genres
— partout présente		
dans les pollens: colpés . .	0	3/24 genres
colporés . . . . .	23/56 genres	6/24 genres
porés . . . . .	25/56 genres	7/24 genres

TABEAU II : Différences dans les caractères polliniques entre les *Icacinaceæ* et les *Olacaceæ*.

#### E. STRUCTURE DE L'EXINE AU NIVEAU DES PÔLES (Pl. 4, 5, 7, 17, 18)

Chez les *Icacinaceæ*, cette structure est identique à celle de l'intercolpium. Dans deux genres, *Lasianthera* et *Leptaulus*, l'exine est amincie aux deux pôles, le tectum et surtout les columelles étant réduits.

Chez les *Olacaceæ*, la structure de l'exine est la même au niveau des deux pôles et à l'intercolpium dans les tribus des *Anacoloceæ*, *Ximenieæ*

ainsi que chez *Minuartia*, *Ptychopetalum*. Mais cette exine est plus mince comme dans les deux *Icacinaceæ*, *Lastanthera* et *Leptauleus*, par réduction ou absence de la couche infratectale dans les genres *Liriosma* et *Olap p.p.*, espèces non australiennes. Dans les espèces australiennes de ce dernier genre cet amincissement n'existe qu'à un pôle, le pollen étant alors hétéropolaire. Chez *Chaunochiton*, le tectum et la couche infratectale disparaissent totalement comme dans l'intercolpium. Chez les *Aptandrea*, la structure de l'exine est la même aux pôles que dans l'intercolpium, mais le tectum est plus fortement perforé et grossièrement orné au pôle distal.

Dans les *Couleæ*, le tectum est épais et verruqueux au pôle distal. Dans la plupart des espèces de *Heisteria*, l'épaississement du tectum au pôle distal est accompagné d'une réduction de l'endexine à ce pôle alors qu'au pôle proximal où il y a presque syncolpie, l'ectexine est réduite au tectum et l'endexine très épaisse présente même quelques hiatus en son sein.

En conclusion les *Icacinaceæ* et les *Olapaceæ* présentent un certain nombre de caractères communs et d'autres différents. Ces données peuvent être résumées dans deux tableaux I et II, l'un faisant ressortir les ressemblances, l'autre les différences. En outre, nous remarquons la position particulière des genres *Heisteria* et *Aptandropsis* au sein des *Olapaceæ* qui présentent plusieurs caractères communs avec les *Icacinaceæ*.

Les caractères du pollen des *Olapaceæ* étant très variés nous avons pu regrouper les genres entre eux et établir la clé suivante, comme nous l'avons fait pour les *Icacinaceæ*.

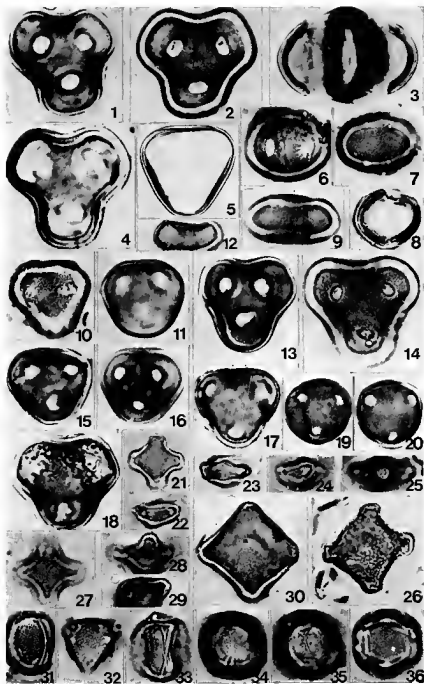
## I. POLLENS COLPORÉS

Apertures internes bien délimitées, généralement allongées transversalement par rapport à l'axe polaire.

### A. POLLEN SUBÉQUIAXE (faiblement bréviaxe à faiblement longiaxe).

- a. Exine lisse avec quelques très rares perforations dans l'intercolpium.

Pl. 9. — *Anacolosca casuarinoides* Cav. & Ker. : 1, coupe optique équatoriale. — *Phanerodiscus perrieri* Cav. var. *orientalis* Cav. & Ker. : 2, vue polaire. — *P. diospyroides* Cap. : 3, coupe optique méridienne. — *P. perrieri* Cav. var. *orientalis* Cav. & Ker. : 4, coupe optique équatoriale. — *Anacolosca pervilleana* Baill. : 5, coupe optique équatoriale; 6, grain triplicoré; 7, intercolpium; 8, coupe optique méridienne passant par deux pores. — *A. ilicoides* Mast. : 9, intercolpium. — *A. papuana* Schellenb. : 10, vue polaire. — *A. insularis* Christoph. : 11, coupe optique équatoriale. — *A. uncifera* Louis & Boutique : 12, coupe méridienne passant par quatre apertures. — *A. puberula* Kurtz : 13, coupe optique équatoriale. — *A. luzoniensis* Merr. : 14, vue polaire. — *A. lutea* Gillespie : 15, coupe optique équatoriale. — *A. griffithii* Mast. : 16, coupe optique équatoriale. — *A. grandiflora* Loes. : 17, coupe optique équatoriale. — *A. frutescens* Bl. : 18, coupe optique équatoriale. — *Cathedra oblonga* Sleumer : 19, coupe optique équatoriale. — *C. rubicaulis* Miers : 20, coupe optique équatoriale. — *Ongokea gore* (Hua) Engl. : 21, vue polaire; 22, intercolpium. — *Aptandra liriosmifolia* Spruce : 23, coupe optique méridienne. — *Ongokea gore* (Hua) Engl. : 24, pore de face. — *Aptandra spruceana* Miers : 25, pore de face. — *A. zenkeri* Engl. : 26, vue polaire. — *A. spruceana* Miers : 27, vue polaire. — *A. liriosmifolia* Spruce : 28, ouverture de face; 29, intercolpium. — *Harmandia mekongensis* Baill. : 30, vue polaire. — *Ximera elliptica* Forst. : 31, intercolpium; 32, vue polaire. — *X. americana* L. : 33, sillon de face. — *X. parviflora* Benth. : 34, sillon de face. — *X. caffra* Sond. : 35, sillon de face. — *X. parviflora* Benth. : 36, intercolpium. (Tous  $\times 1000$ ).



1. Membrane aperturale scabre et finement granuleuse vers l'équateur; pollen isopolaire ou faiblement hétéropolaire, parfois ornementation de l'un des pôles plus importante (pôle distal). Pollen à marge et pôles lisses ..... *Minquartia p.p.*
  - 1'. Membrane aperturale granuleuse, principalement au niveau des ouvertures subéquatoriales et au pôle proximal. Pollen hétéropolaire. Au pôle distal, exine généralement identique à celle des intercolpiums, présentant parfois quelques perforations notamment dans les espèces américaines; au pôle proximal, syncolpie des ectoouvertures saillantes, soudure des épaississements formant un anneau plus ou moins circulaire ou étoilé.
  2. Pollen subsphérique à ouvertures subéquatoriales, plus ou moins distinctes, circulaires ou elliptiques : ectoouvertures généralement bordées d'épaississements endexiniques et de la partie profonde du tectum; entre ces ouvertures, tectum présentant fréquemment de larges perforations.....  
..... *Schapfia* sect. *Codonium* (Nouveau Monde)
  - 2'. Pollen nettement tétraédrique à ouvertures entourées d'une marge où la face interne de l'exine est nettement endosculptée et épaissie. Région subéquatoriale, vers le pôle distal, tendant à la parasyncolpie avec des sillons ramifiés à une extrémité dans la région de l'endoouverture. Couche infratectale grenue.
  3. Exine fortement endosculptée et endoperforée; pas d'endexine; sole perforée et endosculptée.....  
..... *Schapfia* sect. *Schapfiopsis* (Est de l'Himalaya — Chine)
  - 3'. Exine lisse dans sa partie profonde (Mph<sup>1</sup>); couche endexinique très mince; sole relativement épaisse *Schapfia* sect. *Schapfia* (Asie, du Bengale au Yunnan)
  - a'. Exine réticulée ou tectée avec des perforations de plus ou moins grand diamètre. Pollen isopolaire. Intercolpium : tectum plus ou moins largement perforé reposant sur une strate infratectale grenue où certains grains sont soudés au tectum ou (et) à la sole; structure grenue visible dans les mailles des grains réticulés.
  4. Exine tectée perforée.
  5. Perforations plus nombreuses aux pôles .... *Tetrastylidium p.p.*
  - 5'. Perforations fines localisées aux pôles et à l'équateur.... *Scorodocarpus*
  - 4'. Exine réticulée.
  6. Mailles les plus grandes à l'équateur..... *Diogoa*
  - 6'. Mailles les plus grandes aux pôles .... *Strombosiaopsis, Tetrastylidium p.p.*
- A'. POLLEN NETTEMENT BRÉVIAÏÉ.
- a. Pollen subisopolaire de contour triangulaire. Exine nettement amincie à l'un des pôles. Tectum lisse rarement perforé; couche infratectale épaisse, très mince à l'un des pôles, avec dans sa partie profonde de petits piliers soudés à la sole constituée de deux parties; pas d'endexine..... *Otax p.p.* (espèces australiennes)
  - a'. Pollen hétéropolaire. Ouvertures internes subéquatoriales, la plus grande partie des ectoouvertures localisée vers un pôle.
  1. Ectoouvertures allongées dans le plan de l'axe polaire et situées inégalement de part et d'autre de l'équateur, principalement vers le pôle proximal..... *Heisteria pallida, H. microcalyx p.p.*
  - 1'. Ectoouvertures entièrement localisées vers le pôle distal et limitées à l'équateur.
1. Mph = Microscope photonique.

2. Ectoapertures en forme de sillons généralement transversaux et donc allongés perpendiculairement à l'axe polaire..... *Aptandra zenkeri* p.p.
- 2'. Ectoapertures subtriangulaires, la plus grande longueur allongée parallèlement à l'axe polaire et la base située sur l'équateur, perpendiculairement à l'axe polaire..... *Aptandra spruceana* p.p.
- 2''. Ectoapertures allongées selon l'axe polaire, seulement aiguës vers le pôle distal ..... *Aptandra liriosmioides* p.p.

## II. POLLENS COLPOROÏDÉS

Apertures internes mal délimitées au Mph, de grandes dimensions subrectangulaires, subelliptiques parfois constrictées selon l'axe polaire.

- A. POLLEN ISOPOLAIRE. Membrane aperturale scabre et faiblement granuleuse. Ornementation aux pôles identique à celle de l'intercolpium.
  - a. Exine lisse et perforée ou réticulée dans l'intercolpium; couche infratectale abondamment grenue..... *Ximenia*
  - a'. Exine tectée lisse, imperforée dans l'intercolpium : couche infratectale non différenciée ..... *Minquartia* p.p.
- A'. POLLEN SUBISOPOLAIRE OU HÉTÉROPOLAIRE. Membrane aperturale très fortement verruqueuse. Aux pôles et sur les marges, exine tectée, lisse; dans l'intercolpium, exine soit identique à celle des pôles, soit plus généralement ornentée : microrugulée et perforée ou verruqueuse. Contour du pollen ellipsoïdal ou plus ou moins pyriforme.. *Strombosia* p.p.<sup>1</sup>

## III. POLLENS COLPÉS

- A. POLLEN ISOPOLAIRE.
  - a. Tectum présent sur tout le pollen.
    1. Intercolpium tecté perforé et plus ou moins rugulé, endexine présente ..... *Heisteria densifrons*
    - 1'. Intercolpium tecté lisse imperforé; pas d'endexine.
      2. Pôles lisses ..... *Minquartia* p.p.
      - 2'. Pôles verruqueux ..... *Coula* p.p.
    - 1''. Intercolpium échinulé ..... *Curatira*
  - a'. Tectum seulement représenté au niveau des marges aperturales et des arêtes du pollen. Grains subprismatiques (prisme triangulaire régulier). Tectum perforé reposant sur des columelles; sole constituée d'amas  $\pm$  soudés et endexine présente..... *Chaunochiton*
- A'. POLLEN SUBISOPOLAIRE OU HÉTÉROPOLAIRE. Contour subpyriforme.
  - a. Triangle polaire distal verruqueux plus grand que celui du pôle proximal.
    1. Intercolpium tecté, perforé, plus ou moins microrugulé; endexine présente ..... *Heisteria*
    2. Exine nettement verruqueuse au pôle distal, tectée, perforée, voire même microrugulée réticulée dans l'intercolpium, microréticulée au pôle proximal ..... *Heisteria acuminata*, *H. amazonica*, *H. cyanocarpa*, *H. pallida*, *H. pentandra*, *H. scandens*

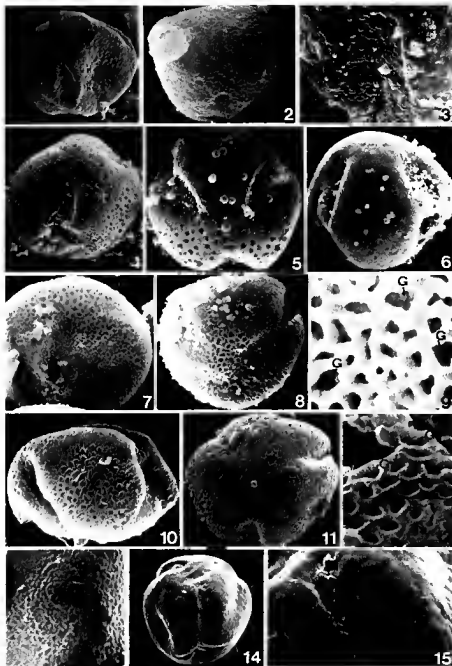
1. Le pollen du genre *Strombosia* est généralement subisopolaire et soit colpé lorsque les grains sont longiaxes, soit colporoïdes lorsqu'ils sont subbréviaux dans la même fleur. Les grains colpés sont les plus fréquents.

- 2'. Exine scabre au pôle distal, tectée perforée ou microrugulée dans les intercolpiums, lisse au pôle proximal... *Heisteria citrifolia*, *H. laxifolia*, *H. micrantha*, *H. ovata*, *H. spruceana*
- 1'. Intercolpium tecté lisse, pas d'endexine. Exine verruqueuse à l'un des pôles au moins ..... *Coula*, *Ochanostachys*
- a'. Exine lisse aux deux pôles.
- 3. Membrane aperturale finement granuleuse.
- 4. Tectum perforé et microrugulé dans l'intercolpium.....  
*Heisteria amazonica*, *H. brasiliensis*, *H. densifrons*, *H. minor*, *H. parvifolia*, *H. silvanii*, *H. surinamensis*, *H. zimmereri*, *Aptandropsis*
- 4'. Tectum lisse imperforé ..... *Minquartia p.p.*
- 3'. Membrane aperturale verruqueuse, les verrues pouvant être soudées donnant un aspect de perforations.
- 5. Exine totalement lisse ..... *Strombosia grandiflora* (= *Lavaleopsis*)
- 5'. Exine à peine perforée ou microrugulée dans l'intercolpium et aux pôles..... *Strombosia p.p.*

#### IV. POLLENS PORORÉS OU PORÉS

Ectoapertures circulaires ou elliptiques avec les extrémités arrondies, parfois plus grandes que les apertures internes (pollens pororés). Pollen toujours bréviaxe.

- A. POLLEN TRIPORÉ. Aperture plus ou moins équatoriale; pores circulaires ou elliptiques.
- a. Pollen subisopolaire.
- 1. Tectum lisse, légèrement perforé dans l'intercolpium, parfois scabre aux pôles. Strate infractectale abondamment grenue (L.O. analyse), sole homogène et perforée à l'équateur.
- 2. Couche infractectale grenue homogène, réduite à quelques rares grains ou absente aux pôles, parfois sur une plus grande surface à l'un des pôles .... *Olax p.p.* (espèces non australiennes)
- 2'. Couche infractectale grenue paraissant litée, à peine amincie aux pôles ..... *Liriosma*
- 1'. Exine réticulée ou tectée, plus ou moins abondamment perforée.
- 3. Pollen fortement bréviaxe. Contour subtriangulaire ou triangulaire en coupe optique équatoriale. Apertures subelliptiques à subcirculaires ... *Ptychopetalum* (espèces américaines et *P. anceps*)
- 3'. Pollen faiblement bréviaxe ou équiaxe. Contour subcirculaire en coupe optique équatoriale. Apertures elliptiques.
- 4. Exine réticulée ..... *Brachynema*
- 4'. Exine tectée perforée ..... *Anacolosa pervilleana p.p.*
- a'. Pollen hétéropolaire; forme convexe au pôle distal, concave au pôle proximal. Marge lisse plus développée au pôle proximal.
- 5. Côtés du pollen rectilignes en coupe optique équatoriale. Tectum microrugulo-perforé; marge relativement régulière et lisse, membrane aperturale elliptique ..... *Harmandia*
- 5'. Côtés du pollen concaves en coupe optique équatoriale.
- 6. Tectum scabre, perforé de façon identique aux deux pôles; marge très irrégulière, nettement plus développée au pôle proximal; apertures subcirculaires et situées vers le pôle distal ..... *Ongokea*
- 6'. Pollen tecté, finement perforé au pôle proximal et dans l'intercolpium.
- 7. Exine lisse et perforée au pôle distal .... *Aptandra spruceana p.p.*



Pl. 10. — *Scorodocarpus borneensis* Becc : 1, aperture de face et intercolpium,  $\times 1600$ ; 2, vue polaire,  $\times 1550$ ; 3, membrane aperturale verruqueuse,  $\times 4000$ . — *Tetrastylidium engleri* Schw : 4, aperture de face, intercolpium,  $\times 3000$ ; 5, vue polaire,  $\times 3000$ ; 6, intercolpium,  $\times 3000$ . — *Strombosiaopsis tetrandra* Engl. : 7, sillon et intercolpium,  $\times 3500$ ; 8, vue polaire, réseau et grains dans les mailles,  $\times 14000$ . — *Diogoa zenkeri* (Engler) Exell & Mendonça : 10, intercolpium,  $\times 3600$ ; 11, vue polaire,  $\times 3000$ ; 12, réseau et grains dans les mailles et sous le mur,  $\times 10000$ . — *Brachyaema ramiflorum* Benth. : 13, réseau et membrane aperturale finement verruqueuse,  $\times 4000$ . — *Strombosia grandifolia* Hook. f. : 14, aperture et pôle,  $\times 1500$ ; 15, membrane aperturale verruqueuse et marge lisse,  $\times 2700$ .

- 7'. Exine rugulo-perforée au pôle distal et plus ou moins dans l'intercolpium ..... *Aptandra lirsosmioides* p.p.  
 7''. Exine microverruqueuse et perforée, plus grossièrement au pôle distal ..... *Aptandra zenkeri* p.p.

A'. POLLEN DIPLOPORÉ OU DIPLOPORÉ.

- a. Exine lisse, rarement perforée, parfois régulièrement. Grains de la couche infratectale sphériques ou pyriformes, ces derniers ayant un diamètre plus étroit à l'extrémité en contact avec le tectum. Lorsque la couche infratectale est épaisse, strates de grains plus ou moins ellipsoïdaux à mi-hauteur de la couche. Face interne de l'exine lisse, exceptionnellement régulièrement perforée et présentant dans certains cas deux couches de réfringence différente : sole et endexine.  
 1. Pollen subtriangulaire ou subhexagonal en coupe optique équatoriale ..... *Anacalosa*, *Cathedra*  
 2'. Pollen trilobé ..... *Phanerodiscus*, *Anacalosa casearioides*  
 a'. Exine réticulée ou tectée perforée. Grains de la couche infratectale allongés et pyriformes, avec souvent, un lit de grains ellipsoïdaux à mi-hauteur des éléments les plus grands. Pollen avec de nombreuses variations dans les types aperturaux. Toutefois, pas de pollen colporé, mais diploporé ou diploporé et (ou) équatorialement poré ou poré à un, deux ou trois angles (toutes les combinaisons sont possibles : permutations circulaires); parfois il y a diploporie avec une membrane aperturale commune à deux endoapertures, chacune étant sur un pôle, arrondie à chaque extrémité..... *Ptychopetalum anceps*, *P. petiolatum*

## DISCUSSION

### I. RELATIONS ENTRE LES TYPES POLLINIQUES. ÉVALUATION DE LEUR DEGRÉ DE PARENTÉ

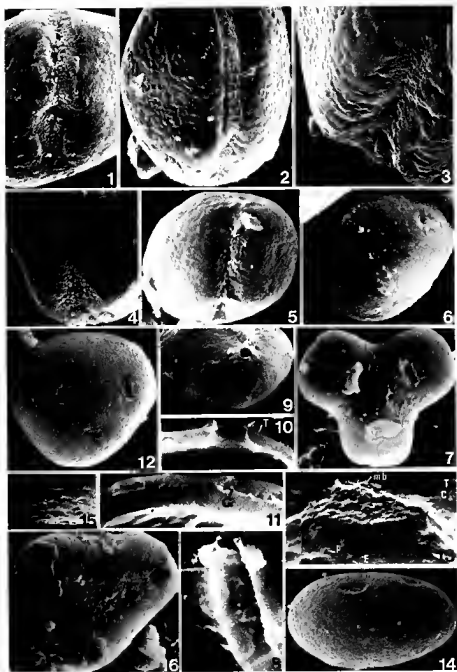
#### LES ICACINACEÆ

Lors de nos observations sur le pollen des *ICACINACEÆ* (1973, 1975 a) nous n'avons pas pu retrouver les grandes coupures taxonomiques établies par SLEUMER (1942, 1969, 1971). Toutefois, nous avons pu montrer que les types polliniques peuvent être assemblés en séries et en groupes.

Les séries ont été établies d'après l'aspect des columelles et corres-

- Pl. 14. — *Strombosia scheffleri* Engl. : 1, sillon verruqueux,  $\times 2700$ . — *S. pustulata* Oliv. : 2, membrane aperturale verruqueuse, intercolpium microrugulé,  $\times 2700$ ; 3, membrane aperturale verruqueuse, marge lisse,  $\times 4800$ . — *S. scheffleri* Engl. : 4, membrane aperturale verruqueuse, marge lisse, extrémité arrondie du sillon,  $\times 2700$ . — *S. philippinensis* (Baill.) Rolfe : 5, sillon de face,  $\times 2800$ . — *Cathedra guianensis* Sandw. : 6, vue polaire,  $\times 2500$ . — *Phanerodiscus diospyroidea* Cap. : 7, vue polaire,  $\times 1500$ ; 8, structure de l'exine à l'aperture,  $\times 7500$ . — *Cathedra grandiflora* Loes. : 9, zone équatoriale comprise entre deux pores,  $\times 2000$ ; 10, coupe de l'exine dans un pore, tectum épais (flèche),  $\times 3750$ ; 11, structure de l'exine au pôle,  $\times 10000$ . — *Anacalosa pervilleana* Baill. : 12, vue polaire,  $\times 2000$ ; 13, face interne de la membrane aperturale,  $\times 10000$ ; 14, intercolpium,  $\times 2000$ . — *Phanerodiscus perrieri* Cavaco var. *orientalis* Cav. & Ker. : 15, tectum perforé dans l'intercolpium,  $\times 10000$ . — *Anacalosa uncifera* Louis & Boutique : 16, vue polaire,  $\times 2500$ .





pondent à des regroupements tels que les filiations permettent de les définir (classification verticale) :

**Série I** : pollen à columelles courtes et larges, semblables entre elles ;

**Série II** : pollen à columelles plus ou moins hautes et fines, souvent hétérogènes.

Les groupes sont décrits d'après les caractères des apertures, les dimensions du pollen et l'aspect de l'endexine ; ils correspondent à des niveaux évolutifs qui n'indiquent pas nécessairement une grande parenté :

— **Groupe I** : pollen tricolporé subéquiaxe de dimensions relativement petites, à endexine partout présente et régulière, mais épaisse aux apertures.

— **Groupe II** : pollen poré parfois colporé ou poré, le plus souvent bréviaxe, de petites dimensions, à endexine réduite dans l'intercolpium et régulière même sous l'annulus.

— **Groupe III** : pollen poré ou colpé, parfois colporé, soit de grandes dimensions, soit au contraire de très petite taille, longiaxe ou subéquiaxe, à endexine souvent absente (pollens colpés et porés *p.p.*), ou représentés uniquement à l'aperture (pollen colporé) ou partout présente, mais peu épaisse.

#### LES OLACACEÆ

Les caractères polliniques des *Olacaceæ* confirment les grandes coupures taxonomiques établies par ENGLER (1894, 1897) et par SLEUMER (1935).

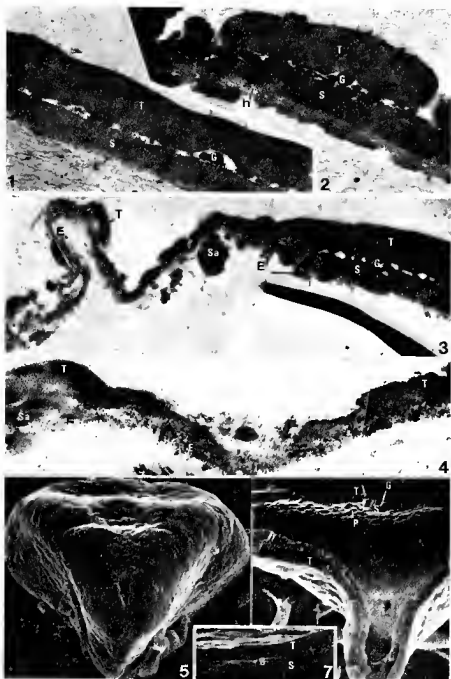
##### — Sous-famille *Disolacoïdæ*

Pollen soit isopolaire et subsphérique ou bréviaxe, soit hétéropolaire et subsphérique, colpé, colporé ou dipolaroporé.

Tribu *Couleæ* : couche infratectale peu différenciée, partie superficielle de la sole très irrégulière ; pas d'endexine.

Tribu *Heisteriæ* : couche infratectale amorphe ; endexine présente notamment à l'aperture.

Tribu *Anacoloseæ* : couche infratectale grenue, soit avec des gros grains pyriformes radiaux intercalés de petits grains libres, soit avec de nombreux grains plus ou moins réguliers ; endexine généralement partout présente.



Pl. 12. — *Scrodocarpus borneensis* Becc. : 1, structure de l'exine lorsque le tectum est lisse et non perforé, endexine réduite,  $\times 33000$ ; 2, structure de l'exine lorsque le tectum est perforé, endexine irrégulière et relativement épaisse,  $\times 33000$ ; 3, coupe transversale d'une ouverture et de la marge dans la région de l'équateur,  $\times 24000$ . — *Strombosia scheffleri* Engl. : coupe transversale du sillon, nombreuses lamelles d'endexine orientées obliquement par rapport à la membrane aperturale,  $\times 33000$ . — *Schephia chinensis* Gardn. & Champ. : 5, pôle distal et ouverture complexe de face  $\times 2000$ ; 6, vue interne de l'exine au pôle proximal, pas d'aperture visible,  $\times 3200$ ; 7, structure de l'exine dans un intercolpium,  $\times 5400$ .

Tribu *Ximeniæ* : couche infratectale très épaisse constituée de nombreux lits de petits grains et de gros grains elliptiques radiaux; pas d'endexine.

— Sous-famille *Olaceoidæ*

Pollen subisopolaire ou hétéropolaire, bréviaxe, poré ou dipolaroporé, rarement colporé, sinon avec un sillon allongé parallèlement à l'équateur.

Tribu *Olaceæ* : couche infratectale constituée de gros grains soudés à la sole et de petits grains sous-jascents au tectum; sole présentant de nombreux foramens avec des particules denses aux électrons; pas d'endexine sinon à l'aperture seulement; grains subisopolaires.

Tribu *Aptandreæ* : couche infratectale constituée d'éléments columellaires pyriformes; endexine partout présente; grains hétéropolaires de type *Proteaceæ*.

— Sous-famille *Schæpfioideæ*

Pollen hétéropolaire, subtétrahédrique, colporé, syncolporé au pôle proximal.

Tribu *Schæpfieæ* : couche infratectale de structure mixte, grenue et columellaire; endexine présente au moins sous les apertures, au pôle proximal notamment.

Outre les grandes coupures taxonomiques, les caractères du pollen permettent de regrouper les types polliniques selon la présence ou l'absence d'endexine dans l'intercolpium. De plus, ils contribuent à mettre en évidence certains rapports existant entre genres et entre tribus.

A. TRIBUS OÙ L'ENDEXINE EST PRÉSENTE DANS L'INTERCOLPIUM

1. Chez les *Heisteriæ* (*Heisteria*, *Aptandropsis*), le pollen varie de isopolaire lisse à hétéropolaire ornementé. Il est colpé quand il est lisse aux pôles et colporé avec de très larges endoapertures et un sillon plus ou moins court lorsqu'il est verruqueux au pôle distal, réticulé au pôle proximal. Le pollen rappelle alors celui des *Aptandreæ* où les deux pôles ont toutefois une ornementation comparable, mais plus grossière au pôle distal qu'à l'autre.

Dans cet ensemble *Heisteriæ* et *Aptandreæ*, lorsqu'il y a forte hétéropolarie, les ectoapertures sont réduites, subéquatoriales toutes entières sur la face distale, subtriangulaires ou allongées parallèlement à l'équateur; les ectoapertures sont très nettement différenciées; il y a une couche infratectale bien distincte de la sole et l'endexine est épaisse, que le tectum soit lisse ou perforé.

2. Le pollen de *Chanochiton* (*Heisteriæ*) est le seul de la famille dont la couche infratectale soit columellaire et la sole hétérogène, entièrement



Pl. 13. — *Strombosia scheffleri* Engl. : 1, coupe transversale équatoriale d'un sillon et de la marge, nombreuses lamelles d'exine dans l'intine à l'aperture,  $\times 40000$ ; 2, 3, structure de l'exine dans un intercolpium,  $\times 33000$ . — *Phacrodiscus diospyroidea* Cap. : 4, coupe passant par un pore, membrane aperturale déchirée,  $\times 10000$ ; 5, structure de l'exine dans un intercolpium,  $\times 20000$ . — *Anacolosa pervilleana* Baill. : 6, coupe transversale de la marge,  $\times 33000$ .

constituée d'amas plus ou moins soudés entre eux. C'est des pollens d'*Heisteria* et des *Anacoloseæ* qu'il se rapproche le plus par l'isopolarie, les apertures internes, elliptiques, allongées parallèlement au sillon, le tectum parfois irrégulier dans sa partie profonde.

*Chaunochiton* a été classé dans la même tribu que *Heisteria* par ENGLER (1894) et par SLEUMER (1935) mais rapproché des *Anacoloseæ* par ENGLER (1897) puis par REED (1955). L'endexine épaisse qui présente de nombreuses cavités ou hiatus rappelle celle du pollen des *Anacoloseæ* (*Strombosia*) et des *Aptandreæ* desquelles FAGERLIND rapprochait le genre (1948).

3. Chez les *Anacoloseæ*, le pollen est de deux types principaux :

— colporé (rarement colporoïdé ou colpé, *Strombosia*) avec de l'endexine bien représentée aux apertures et dans les régions où le tectum est perforé, mais extrêmement ténue parfois même absente, là où le tectum est lisse non perforé (*Scorodocarpus*); lorsque le pollen est colpé et subisopolaire (*Strombosia*) il rappelle celui des *Heisteriæ*; la couche infratectale très hétérogène, grenue ressemble à celle des *Couleæ* et la sole largement fragmentée sous la marge est proche de celle de *Chaunochiton*;

— dipolaropore (rarement tripore, *Brachynema*) avec de l'endexine épaisse sous tout le pollen bien que ce dernier soit tecté lisse à peine perforé. Là, la couche infratectale grenue est régulière et la sole simplement endosculptée à la base sous la marge; les apertures parfois elliptiques et équatoriales d'*Anacolosia* rappellent celles de *Brachynema*. C'est encore aux grains colporés de *Scorodocarpus* que ces pollens porés se rattachent.

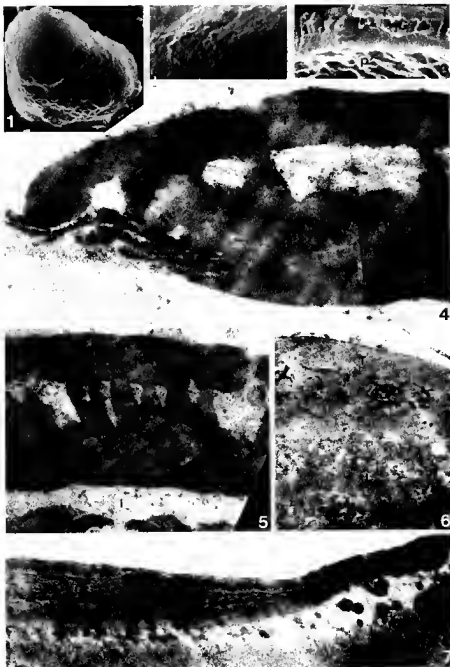
Ainsi, les pollens des deux tribus *Heisteriæ* et *Anacoloseæ* présentent des rapports entre eux (schéma 2).

B. TRIBUS OÙ L'ENDEXINE EST GÉNÉRALEMENT ABSENTE DANS L'INTERCOLPIUM

1. Dans les *Couleæ* le pollen varie de tricolpé à tricolporoïdé (*Minquartia p.p.*) et de façon continue de isopolaire (*Minquartia* à *Coula p.p.*) à hétéropolaire ornementé au pôle distal au moins (*Coula p.p.*, *Ochano-stachys*); ce pollen bien que tecté lisse rappelle celui des *Heisteriæ*.

2. Très remarquable dans la structure de sa couche infratectale, le pollen de *Ximenia* (*Ximeniæ*) rappelle d'une part celui d'*Anacolosia*, par ses strates de petits grains de sporopollenine, d'autre part celui des *Couleæ* par ses gros amas elliptiques et radiaux, parfois soudés à la sole. Son système apertural est celui de *Minquartia p.p.*

3. Les particules denses aux électrons de la sole des trois genres *Olax*, *Liriosma* et *Ptychopetalum* (*Olaceæ*) sont un caractère exclusif et constant de cette tribu. Toutefois, la structure grenue de la couche infratectale du pollen poré des espèces asiatiques d'*Olax* est plus simple que celle des grains colporés des espèces australiennes. Chez *Ptychopetalum*, elle est réduite à la couche de gros grains. Chez les *Olaceæ* il y a de l'endexine à l'aperture



Pl. 14. — *Anacolosa parvilleana* Baill. : 1, endexine endosculptée aux pôles et dans les intercolpiums et lisse aux angles du pollen entre deux pores,  $\times 2000$ ; 2, détail de l'endexine dans un angle du pollen vers l'équateur,  $\times 8000$ ; 3, détail de l'exine dans un intercolpium, endexine endosculptée,  $\times 8000$ ; 4, lamelles d'endexine à l'aperture et membrane aperturale tectale,  $\times 55000$ ; 5, structure de l'exine dans un intercolpium, couche infratectale tendant à être columellaire,  $\times 33000$ . — *Ximenia perrieri* Cav. & Ker. : 6, coupe transversale de la marge,  $\times 55000$ ; 7, coupe transversale équatoriale de l'exine, délamination de la sole, quelques grains de sporopollenine dans l'intine vers l'aperture,  $\times 27500$ .

PERFORATIONS DU XYLÈME SECONDAIRE	POLLEN	<i> Icacinaceae </i>		<i> Olacaceae </i>	
		Insertions foliaires		Insertions foliaires	
		trilacunaires	unilacunaires	tri- ou pentalacunaires	unilacunaires
Simples . . . . .	Poré		<i>Phytocreneae</i> : <i>Chlamydocarya</i> , <i>Miquella</i> , <i>Phytocrene</i> , <i>Poly-</i> <i>cephalum</i> , <i>Pyrenacantha</i> , <i>Stachyanthus</i> , <i>Sarcostygnaster</i> : <i>Sarcostigma</i> <i>Iodez</i> : <i>Iodes</i> , <i>Mopplanthus</i> , <i>Nataliapita</i> , <i>Natalum</i> , <i>Ph-</i> <i>typorandra</i> . <i>Itacineae</i> : <i>Rhytiaryum</i> .	<i>Olacae</i> : <i>Psychopetalum</i> , <i>Li-</i> <i>riozma</i> .	<i>Aptandree</i> : <i>Aptandra</i> , <i>Ha-</i> <i>mandia</i> , <i>Ongokea</i> . <i>Anacoleae</i> : <i>Anacolea</i> , <i>Co-</i> <i>theda</i> , <i>Ph nerodiscus</i> .
	Colporé		<i>Itacineae</i> : <i>Alsodriopsis</i> , <i>Humi-</i> <i>rianthera</i> , <i>Itacina</i> , <i>Lavigeria</i> , <i>Lereia</i> , <i>Rhaphiostyla</i> .	<i>Ximenieae</i> : <i>Ximenia</i>	<i>Scheglieae</i> : <i>Scheglia</i> . <i>Olacae</i> : <i>Olax</i> .
	Colpé		<i>Iodez</i> : <i>Hoslea</i> . <i>Itacineae</i> : <i>Desmostachys</i> , <i>Map-</i> <i>pia</i> , <i>Merrilliodendron</i> , <i>No-</i> <i>thapodytes</i> , <i>Pleurisanthes</i> .		
	Poré	<i>Itacineae</i> : <i>Codiscarpus</i> , <i>Dis-</i> <i>cophora</i> , <i>Gastrolepia</i> , <i>Gom-</i> <i>phandra</i> , <i>Gonocaryum</i> , <i>Gri-</i> <i>sollea</i> , <i>Hartleya</i> , <i>Iringhai-</i> <i>leja</i> , <i>Medusanthra</i> , <i>Wilo-</i> <i>morea</i> , <i>Stemonanrus</i> .			
Scalariformes et sim- ples . . . . .	Colporé	<i>Itacineae</i> : <i>Lasianthera</i> , <i>Lep-</i> <i>taulus</i> .		<i>Anacoleae</i> : <i>Diogoia</i> , <i>Scuro-</i> <i>docarpus</i> , <i>Sivombasia</i> , <i>Sivombasiopsis</i> , <i>Tetrastylb-</i> <i>ium</i> .	
	Colpé			<i>Anacoleae</i> : <i>Sivombasia</i> . <i>Couleae</i> : <i>Caula</i> , <i>Carupia</i> , <i>Minguardia</i> , <i>Ochanostoc-</i> <i>chys</i> .	<i>Heisterieae</i> : <i>Chaenochilon</i> .
Scalariformes . . . . .	Poré				
	Colporé	<i>Itacineae</i> : <i>Anisomallon</i> , <i>Apo-</i> <i>dytes</i> , <i>Calatola</i> , <i>Cantleya</i> , <i>Ceanothella</i> , <i>Cezalopsis</i> , <i>Curonella</i> , <i>Dendrobangia</i> , <i>Ennotum</i> , <i>Oecopetalum</i> , <i>Ottenschulzia</i> , <i>Pennania</i> , <i>Ph-</i> <i>topocarpis</i> , <i>Placa</i> , <i>Para-</i> <i>quetia</i> , <i>Pseudobarrya</i> .			
	Colpé				<i>Heisterieae</i> : <i>Heisteria</i> .

Tableau III : Répartition des types polliniques des *Itacinaeae* et des *Olacaceae* en rapport avec les caractères anatomiques, perforations du bois et insertions foliaires (d'après REED, 1955; LOUREAU-CALLEN, 1973, 1975).



TABLEAU IV : RAPPORTS DES CARACTÈRES POLITIQUES AVEC CEUX DE LA CLASSIFICATION DES OLACACEÆ

Sous-famille . . . . .	Dysolacoidæ					Olacoidæ		Schepfoidæ
TRIDUS . . . . .	Couleur	Helicteræ	Anacolozæ	Ximæ		Olacæ	Aporandæ	Schaffæ
BIOLOGIE : espèces . . .	Autotrophes					Hémiparasites de racines		
PERFORATIONS DU BOIS . .	Scalariformes et simples ou scalariformes seulement					Simple	Simple	Simple
STÈLES FOUGIÈRES . . . .	Trilacunaires	Unilacunaires	tri- ou pentalacunaires	Unilacunaires	Trilacunaires	Rarement trilacunaires unilacunaires	Unilacunaires	
ÉTAMINES . . . . .	15-8	20-12	10-5	5	10	5-4	10	10-3 + 0-6 staminodes
CYCLES D'ÉTAMINES . . .	2	2 ou 3 (doublé ou triplé)	2 ou 1 (alterné)	1 (opposité)	1 (opposité)	1 (opposité)	2	2 ou 1 (opposité)
TÉGUMENTS AUTOUR DE L'OVULE . . . . .	2	2	2	1	2	soudés	0	0
OVAIRE . . . . .	Supère	Supère	Supère ou semi-infère	Supère	Supère	Semi-infère	Semi-infère	Infère
POLLIN COLPÉ	<i>Cordia</i> <i>Caryocarpus</i> <i>Mimosa</i>	<i>Ochromolaena</i> <i>Helicteres</i>	<i>Chamaecrista</i> <i>Scorodocarpus</i>	<i>Strombosia</i> p. f.				
POLLIN COLPÉ OU CORPUSCULE			<i>Scorodocarpus</i> p. f.	<i>Tetrastylidium</i> <i>Strombosia</i> p. f.	<i>Ximonia</i>	<i>Olax</i> p. f. (espèces rudérales)	<i>Apocynum</i> (rare)	<i>Schaffia</i> <i>Schaffia</i> sect. <i>Colobium</i> <i>Schaffia</i>
POLLIN PORE				<i>Brachynema</i> <i>Amelanchier</i> <i>Platanus</i>		<i>Olax</i> p. f. (espèces non rudérales)	<i>Apocynum</i> <i>Oncocoma</i> <i>Hemionia</i>	
COUCHE INTRAECTALE . .	Indifférence	Indifférence	Colomelles	Grains	Grains	Grains	Grains	Grains
ENDEXINE DANS L'INTERCOLPÉUM . . . . .	0	+		+	0	0	0 (sauf apertures)	0 ou 0 (sauf apertures)
I = ISO ; H = HÉTÉROPHASE . . . . .	I	H	(I) - H	I	I	H	I	H
BREVIAKIE . . . . .	0	0	+	0	+	0	+	+

1. Le genre *Caryocarpus* est actuellement classé dans les *Olacæ* (BLACK, 1948), mais les caractères de son pollen sont ceux des *Dysolacoidæ*, tribu des *Couleur*. Or l'autotrophie, les caractères floraux (8 à 12 étamines libres et disposées sur plusieurs cycles, anthères réduites munies de toutes les loges incomplètes, l'ovule par loge, stigmata sessile), les caractères fruitiers (eudocarpe spongieux), les caractères du bois (perforations scalariformes et simples, rayons hétéroxyloes du type III, KARD, 1955), distinguent nettement le genre *Caryocarpus* des *Olacæ* et le rapprochent du genre *Mimosa* de la tribu des *Couleur*.

2. Le pollen du genre *Brachynema* est exceptionnel dans la tribu des *Anacolozæ*, notamment par ses grandes dimensions, ses apertures simples, pores elliptiques. Mais son ornementation est comparable à celle des pollens de *Strombosia* et de *Disco* (*Anacolozæ*) ; par ses apertures simples elliptiques le pollen rappelle celui des *Olacoidæ* (*Psychopetalum*, *Hammaria*) dont l'ornementation est également proche. Mais par les caractères floraux, *Brachynema* ne peut pas être une *Olacoidæ*. En 1859, BENJAMIN classait le genre dans les « *Ebenaceæ* » Le pollen, toutefois, diffère de celui des *Ebenaceæ* où les grains sont corporeux, plutôt longicaux, où l'exine est relativement épaisse. Les caractères polliniques de *Brachynema* (membrane aperturale granuleuse, exine ruguleuse-réticulée, apertures simples, elliptiques) sont ceux de nombreuses *Olacoidæ* ; ses caractères floraux et fruitiers en font une *Anacolozæ*.

que le pollen soit pororé et poré ou dipolaroporé. Par son tectum lisse à peine perforé, le pollen de la tribu se rapproche des *Couleæ*.

4. Un seul genre *Schapfia* dans la tribu des *Schapfieæ*, mais scindé en trois sections :

— *Codonium* où le pollen a une sole extrêmement ténue (*Schapfia mexicana*, FEUER, 1977) pouvant être réduite à l'équateur à un feuillet (*S. obliquifolia*); l'endexine n'est présente qu'au niveau des apertures;

— *Schapfia* où le pollen présente une sole relativement épaisse paraissant recouverte de quelques traces d'endexine dans l'intercolpium (*S. fragrans*, FEUER, 1977); l'endexine est épaisse au niveau des apertures;

— *Schapfioipsis* où le pollen a une sole constituée de nombreux amas soudés entre eux (*S. jasminodora*, FEUER, 1977, *S. chinensis*, Pl. 12, 7). dans trois espèces (*Schapfia* sect. *Schapfioipsis*).

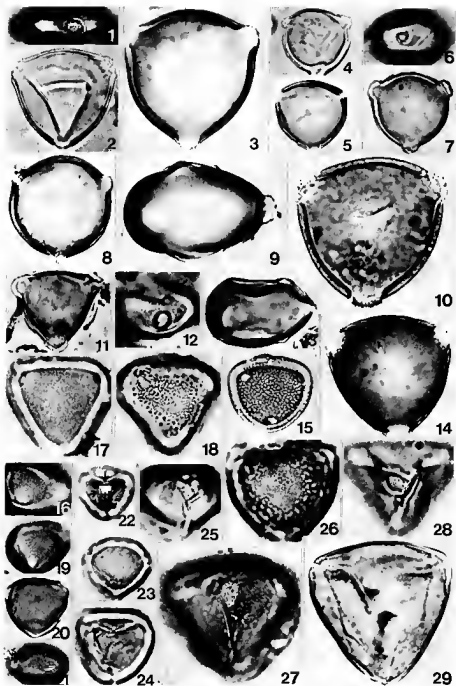
Le pollen hétéropolaire de *Schapfia* peut être comparé à celui des *Couleæ* par sa symétrie, son tectum lisse et massif, sa couche infratectale; il rappelle également celui du genre *Heisteria* p.p. malgré l'ornementation de son exine. Mais dans toute la famille, c'est le seul genre où la syncolpie est pleinement réalisée au pôle proximal.

Les types polliniques des *Couleæ*, *Ximeniææ*, *Olaceæ* et *Schapfieæ* s'enchaînent donc tous entre eux (schéma 3).

En conclusion, les types morphologiques polliniques rencontrés dans les *Olaceæ* actuelles se répartissent en deux séries selon qu'il y ait ou non de l'endexine (schémas 1-3); au sein de chaque série les caractères se relient entre eux selon plusieurs modes, résumés dans les schémas 1, d'après la forme et les apertures, et 2-3, d'après l'ultrastructure de l'exine dans l'intercolpium chez les grains avec endexine (2) ou sans endexine (3).

Ces 2 séries présentent entre elles de nombreuses affinités mais les rapports sont confus au niveau des petits pollens colpés des *Heisteriææ* et des *Couleæ*.

Pl. 15. — *Olex humbertii* Cav. & Ker. : 1, pore de face. — *O. scandens* Roxb. : 2, coupe optique équatoriale. — *O. eminensis* Bak. : 3, coupe optique équatoriale. — *O. acuminata* Wall. : 4, vue polaire. — *O. obusifolia* Wildem. : 5, coupe optique équatoriale. — *O. wightiana* Wall. : 6, pore de face. — *O. lanceolata* Cav. & Ker. : 7, coupe optique équatoriale. — *Liriosma crassa* Monach. : 8, coupe optique équatoriale. — *Olex eminensis* Bak. : 9, coupe optique méridienne passant par une ouverture et les amincissements polaires. — *Liriosma singularis* (Vell.) Mackr. : 10, coupe optique équatoriale, couche infratectale grenue. — *Olex gambecola* Balil. : 11, coupe optique équatoriale. — *Liriosma acuta* Miers : 12, ouverture de face; 13, coupe optique méridienne passant par un pore. — *L. guianensis* Engl. : 14, coupe optique équatoriale. — *Ptychopetalum anceps* Oliv. : 15, vue polaire; 16, deux apertures polaires à un angle du pollen. — *P. uncinatum* Anselmino : 17, vue polaire. — *P. petiolatum* Oliv. : 18, vue polaire. — *P. olacoides* Benth. : 19, une ouverture équatoriale; 20, coupe optique équatoriale; 21, intercolpium et une ouverture. — *Schapfia halliensis* Urb. & Brill. : 22, pôle proximal, épaississement soudés deux à deux (flèches); 23, intercolpium. — *S. pringlei* Rob. : 24, pôle proximal. — *S. parvifolia* Planch. : 25, ouverture complexe de face. — *S. brasiliensis* A. DC. : 26, pôle distal; 27, ouverture complexe de face. — *S. fragrans* Wall. : 28, pôle proximal. — *S. chinensis* Gardn. & Champ. : 29, coupe optique subéquatoriale. (Tous  $\times 1000$ ).



Comme dans le cas des *Icacinaceæ* (LOBREAU-CALLEN, 1972, 1973) nous allons tenter de rechercher les niveaux évolutifs des divers types polliniques et de préciser les rapports entre les séries, en tenant compte des autres caractères botaniques.

## II. CORRÉLATIONS ENTRE LE POLLEN ET LES AUTRES CARACTÈRES BOTANQUES

Chez les *Icacinaceæ* et les *Olacaceæ* les caractères végétatifs, anatomie du bois et type d'insertion foliaire varient parallèlement avec les types polliniques et notamment les apertures. Nous retrouvons alors les trois groupes qui correspondent à la classification verticale déjà définie dans les *Icacinaceæ*. D'autre part, ces variations anatomiques sont généralement accompagnées d'une tendance à la gamopétalie particulièrement bien exprimée chez les *Olacaceæ* (*Aptandreeæ*, *Olaceæ*, *Schæpfieæ*).

Alors que dans les *Icacinaceæ*, aux perforations scalariformes correspondent des petits pollens isopolaires colpés, dans les *Olacaceæ* au contraire, à ces mêmes perforations correspondent des pollens hétéropolaires (*Heisteria*) colpés pour la plupart; dans les deux cas, l'endexine est présente. De plus, dans les *Icacinaceæ*, lorsqu'il y a perforations simples, il y a généralement porie ou colpée et les grains sont de grandes dimensions souvent dépourvus d'endexine entraînant la perte des endoapertures; dans les *Olacaceæ*, il y a le plus souvent colpée ou porie et la couche endexinique est partout présente ou localisée sous les apertures; toutefois elle est absente dans trois espèces (*Schæffia* sect. *Schæpfiosis*).

Dans les *Icacinaceæ* (tabl. III) en même temps qu'il y a simplification dans le système de perforations du bois et dans le nombre de stèles foliaires, il y a réduction de la structure interne de l'exine entraînant la perte de l'aperture interne (LOBREAU-CALLEN, 1975 a, b; 1977; 1978).

Par contre, dans les *Olacaceæ*, les rapports sont beaucoup plus complexes : les grains avec ou sans endexine, l'hétéropolarité et la colpée sont répartis diversement dans les groupes définis par l'anatomie du bois. Il ne semble donc pas y avoir chez les *Olacaceæ* de liens étroits entre les caractères du bois et les caractères du pollen (tabl. III).

Si les caractères végétatifs corrélatifs de ceux du pollen ont permis de définir des niveaux évolutifs chez les *Icacinaceæ*, il n'en est pas de même chez les *Olacaceæ* où d'autres caractères doivent être envisagés.

1. De nombreux genres et tribus d'*Olacaceæ* sont parasites (tabl. IV) : *Anacolosia*, *Cathedra*, *Phanerodiscus* chez les *Anacoloseæ*, *Aptandreeæ*, *Olaceæ*, *Schæpfieæ*, *Ximenieæ* (REED, 1955). Il s'agit d'un phénomène d'adaptation (KUIJT, 1968, 1969). Les pollens correspondants sont les plus bréviaxes de la famille (*Aptandreeæ*, *Olaceæ*, *Schæpfieæ*, *Anacoloseæ p.p.*) et beaucoup sont fortement hétéropolaires (*Aptandreeæ*, *Olaceæ p.p.*, *Schæpfieæ*) ou porés (*Aptandreeæ*, *Olaceæ p.p.*, *Anacoloseæ p.p.*). Ces caractères polliniques bréviaxie, hétéropolarité, porie apparaissent donc comme dérivés. C'est d'ailleurs ce que VAN CAMPO a déjà indiqué en 1976. Les types polli-

niques des genres parasites se rencontrent dans les deux séries (schémas 1 à 3), l'une sans endexine dans l'intercolpium (*Olacæ*, *Schapfiæ*, *Ximeniæ*), l'autre avec de l'endexine partout présente (*Anacoloseæ*, *Aptandreæ*).

Outre l'adaptation au parasitisme, plusieurs caractères dans la morphologie florale de même que la répartition géographique viennent appuyer l'hypothèse du caractère dérivé des pollens bréviaxes, hétéropolaire et poré (tabl. IV) :

- soudures des téguments entourant l'ovule (*Ximenia*) et réduction de leur nombre à 1 (*Strombosia*, *Anacoloseæ*), à 0 (*Aptandreæ*, *Olacæ*, *Schapfiæ*);

- redressement des ovules qui sont alors hémotropes (*Anacoloseæ* p.p., ex. *Anacolosa*, FAGERLIND, 1947) et orthotropes (*Schapfiæ*);

- ovaire semi-infère (*Anacoloseæ* p.p.) ou infère (*Schapfiæ*);

- réduction du nombre des étamines normalement disposées sur deux cycles (diplostémonie) (BAILLON, 1862) par perte partielle (*Olacæ*) ou totale (*Anacoloseæ*, *Aptandreæ*, *Schapfiæ*) du cycle le plus externe;

- soudure des filets des étamines oppositipétales aux pétales (*Anacoloseæ*, *Schapfiæ*) ou des filets entre eux formant ainsi un tube staminé (*Aptandreæ*);

- tendance à la zygomorphie de l'androcée (*Olacæ*);

- réduction du nombre de carpelles.

Les genres correspondants sont de climat subtropical, parfois relativement sec (*Ximenia*) ou tempéré chaud (*Schapfia*).

2. Chez les espèces autotrophes, le pollen est isopolaire ou hétéropolaire.

a) Lorsque le pollen est isopolaire et de petites dimensions, la morphologie florale est généralement la suivante (tabl. IV) :

- le nombre de téguments entourant l'ovule est de deux, bien distincts;

- les ovules sont anatropes;

- l'ovaire est supère;

- les étamines sont disposées sur deux cycles, le plus interne étant oppositipétale;

- les filets des étamines sont libres;

- l'androcée est actinomorphe;

- le nombre de carpelle est de 4 ou 5.

Les espèces sont tropicales humides (Amazonie, Ouest-africain).

Le pollen est soit colpé, *Chaunochiton*, *Heisteria* p.p. (*H. densifrons*), *Strombosia* p.p., *Curupira*, *Minquartia* p.p., soit colporoïdé ou colporé (*Minquartia* p.p., *Anacoloseæ* p.p.), généralement subsphérique, parfois bréviaxe (*Chaunochiton*). Les espèces présentent soit les deux cycles d'étamines de base dans la famille (BAILLON, 1886, STAUFFER, 1961) : *Minquartia*, *Heisteria densifrons*, *Curupira*, soit un seul cycle d'étamines (*Chaunochiton*,

*Anacoloseæ* à insertions foliaires trilacunaires), *Scorodocarpus*, *Diogoa*, *Strombostopsis*, *Tetrastylidium*, *Strombosia* p.p.). Dans l'ovule, le nombre de téguments généralement de 2, n'est que de 1 chez *Strombosia* et l'ovaire est semi-infère dans la plupart des *Anacoloseæ*; les ovules sont anatropes et ont un funicule; toutefois ce dernier est absent chez *Chaunochiton*; l'ovaire n'est presque totalement cloisonné que dans le genre *Minquartia* où il présente 4 (3 à 5) carpelles. Comme dans le cas précédent, le pollen présente de l'endexine (*Heisteria densifrons*, *Chaunochiton*, *Anacoloseæ* p.p.) ou en est totalement dépourvu (*Minquartia*). D'autre part, les genres *Minquartia* et *Heisteria* ne se différencient que par les caractères floraux : accrescence du calice, ovaire tricarPELLAIRE cloisonné dans sa moitié supérieure chez *Heisteria*.

L'accrescence du calice dans le fruit existe dans plusieurs tribus des *Olaceæ*.

Chez les *Heisteriæ* : dans le genre *Heisteria*, les 5 lobes sont encore reconnaissables dans le genre plus différencié *Chaunochiton* où le pollen a une endexine épaisse, les lobes ne se discernent même plus.

Chez les *Aptandreæ* où les lobes du calice ne sont pas distincts : par l'ensemble de ses caractères polliniques et floraux, cette tribu paraît dérivée des *Heisteriæ* dont le genre *Aptandropsis* a déjà des fruits de type *Aptandra*.

Chez les *Anacoloseæ*, l'accrescence du calice n'est visible que chez *Cathedra*; elle est parfois suppléée par celle du disque dans des genres hautement différenciés (*Cathedra*, *Phanerodiscus*), parasites, à pollen poré, brévi-axe, avec une épaisse couche d'endexine.

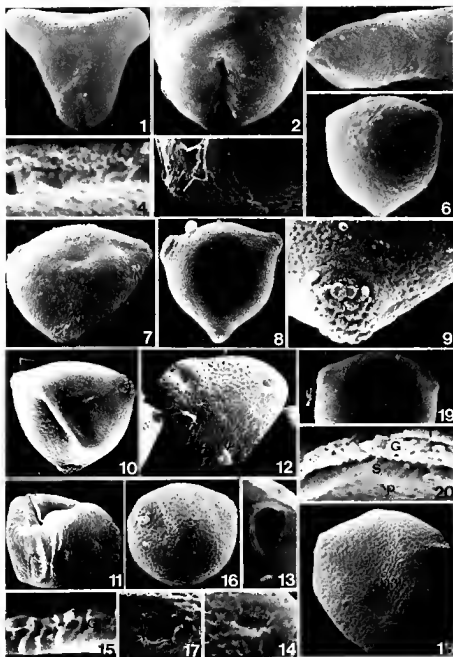
Chez les *Olaceæ*, le fruit est enfermé dans le disque qui est devenu charnu dans les genres à pollen poré et à fleurs dont l'androcée tend à la zygomorphie.

Chez les *Olaceæ*, il n'y a donc accrescence du calice (ou du disque) à la fructification que dans les genres hautement différenciés. Ainsi, il semble difficile d'attribuer un caractère archaïque au genre *Heisteria* et le pollen colpé à endexine apparaît donc dérivé dans toutes les *Olaceæ*.

Dans le genre *Heisteria*, les 5 étamines alternipétales après réduction d'un cycle interne, l'absence de fragmentation ou d'endosculpture de la sole sous la marge qui rappelle nos observations faites chez les grains porés, deviennent autant de caractères que nous comprenons mieux en admettant qu'ils sont dérivés.

D'après leurs caractères floraux, les genres à pollens colpés ou col-

Pl. 16. — *Otax aphylla* Br. : 1, vue subpolaire,  $\times 1300$ ; 2, sillon de face,  $\times 3000$ ; 3, intercolpium. — *O. andronensis* Bak. : 4, cassure de l'exine, structure grenue,  $\times 11000$ ; 5, lectum perforé dans l'intercolpium,  $\times 5000$ ; 6, vue polaire,  $\times 2100$ . — *O. imbricata* Roxb. : 7, vue subpolaire,  $\times 2200$ . — *O. nana* Wall. : 8, vue polaire,  $\times 2000$ ; 9, aperture elliptique, membrane verruqueuse,  $\times 6000$ . — *O. psilachorum* (Lam.) Vahl : 10, vue polaire,  $\times 1500$ ; 11, aperture elliptique,  $\times 1500$ . — *Psychopetalum pellolatum* Oliv. : 12, vue polaire,  $\times 2000$ ; 13, vue interne d'une aperture elliptique,  $\times 3500$ ; 14, membrane aperturale finement verruqueuse, marge lisse,  $\times 5000$ ; 15, structure de l'exine, couche infratectale tendant à être columellaire,  $\times 8000$ . — *P. anceps* Oliv. : 16, vue polaire,  $\times 3000$ . — *P. olacoides* Benth. : 17, membrane aperturale,  $\times 6000$ ; 18, vue polaire,  $\times 2000$ . — *Liriosma acuta* Miers : 19, vue polaire partielle,  $\times 1500$ ; 20, fragment d'exine montrant la couche infratectale grenue  $\times 10500$ .



poroïdés avec endexine (*Anacoloseæ*) comme ceux à pollens colpés, brévi-axes (*Chaunochiton*) sont dérivés. D'autre part, c'est dans le genre *Minquartia*, à pollen colpé ou colporoïdé sans endexine que les caractères sont les plus archaïques.

b) Lorsque le pollen est hétéropolaire (*Heisteria p.p.*, *Aptandropsis*, *Strombosia p.p.*, *Coula*, *Ochanostachys*), donc différencié, il est subsphérique et colpé. Dans la fleur, le nombre d'étamines est réduit par perte du cycle interne (*Heisteria p.p.*) ou du cycle externe (*Strombosia p.p.*) ou augmenté par dédoublement du cycle interne (BAILLON, 1886; STAUFFER, 1961) : *Coula*, *Ochanostachys*. L'ovaire est à un tégument et semi-infère (*Strombosia*). Comme dans le cas des espèces parasites, le pollen peut présenter de l'endexine (*Heisteria*, *Strombosia*, *Aptandropsis*), ou en être totalement dépourvu (*Coula*, *Ochanostachys*).

Par leurs caractères floraux et par l'hétéropolarité de leur pollen, les genres *Heisteria p.p.*, *Aptandropsis*, *Strombosia p.p.*, *Coula*, *Ochanostachys* apparaissent dérivés bien que les grains soient généralement colpés.

L'ensemble de ces observations tend à montrer que les pollens colporés avec endexine sont plus différenciés que les pollens colpés avec endexine. Cette interprétation correspond au schéma de DOYLE (1969) concernant l'ordre géologique d'apparition des types polliniques.

En outre, le cas des pollens colpés est remarquable : lorsqu'il y a de l'endexine (*Heisteria*, *Strombosia*, *Chaunochiton*), il s'agit clairement de genres bien différenciés, tant par la morphologie florale que par le contour du pollen bréviaxe (*Chaunochiton*) ou hétéropolaire (*Strombosia*, *Heisteria p.p.*). Lorsqu'il n'y a pas d'endexine (*Couleæ*), un seul caractère floral peut être interprété comme dérivé : le dédoublement du cycle interne d'étamines, le cycle externe étant bien développé et dans ce cas, le pollen est hétéropolaire.

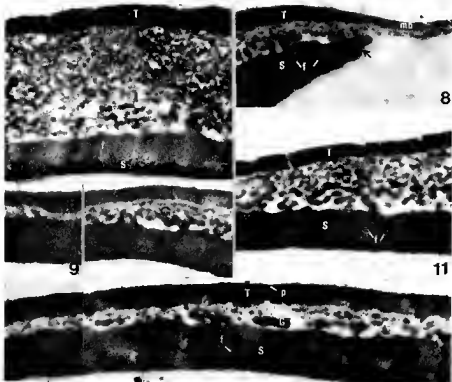
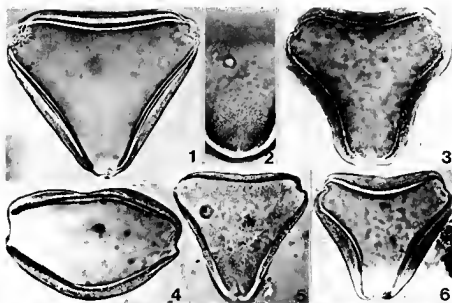
Les caractères floraux corrélatifs de l'adaptation au parasitisme, permettant d'indiquer différentes tendances évolutives dans les types polliniques des *Olacaceæ*, il nous est possible maintenant d'analyser les variations observées dans les séries.

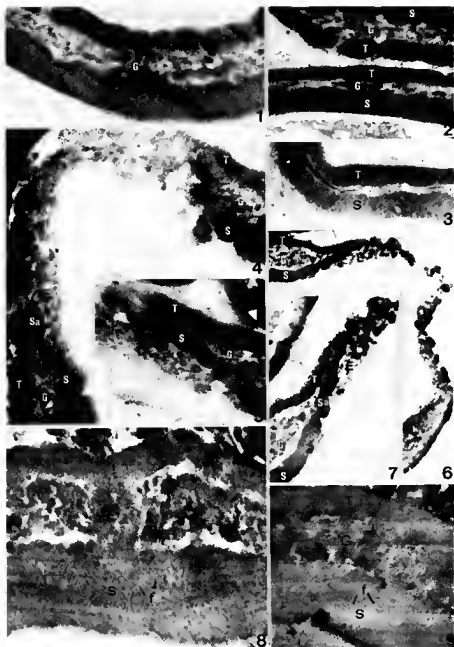
SÉRIE A : pollen généralement dépourvu d'endexine dans l'intercolpium au moins à l'exception de 3 espèces de la sect. *Schaffia*; il n'y a d'endexine sous les apertures que dans les espèces parasites.

— Chez les *Couleæ* et les *Ximeniæ*, l'inflorescence la plus simple se rencontre dans les genres *Minquartia*, *Curupira* et *Ximenia* à pollens isopolaire mais la fleur n'est totalement pentamère que dans le genre *Minquartia* où le pollen est le plus souvent tricolpé. Dans tous les autres genres

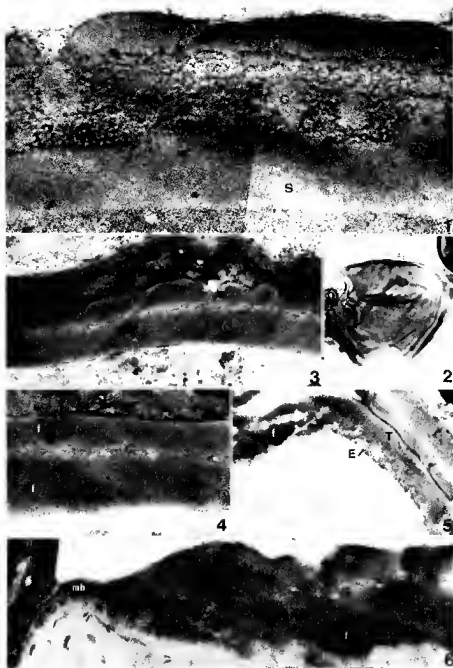
Pl. 17. — *Olex stricta* R. Br. : 1, coupe optique équatoriale,  $\times 1000$ . — *O. benthamiana* Miq. : 2, sillon,  $\times 1000$ ; 3, coupe optique équatoriale, structure grenue,  $\times 1000$ ; 4, coupe optique méridienne, amincissement polaire,  $\times 1000$ . — *O. phyllanthij* R. Br. : 5, coupe optique équatoriale,  $\times 1000$ . — *O. retusa* Muell. : 6, coupe optique équatoriale,  $\times 1000$ . — *O. stricta* R. Br. : 7, structure de l'exine dans un intercolpium,  $\times 20000$ ; 8, structure de l'exine à l'aperture, sole endosculptée (flèche),  $\times 27000$ ; 9, exine aminci au pôle,  $\times 20000$ ; 10, enchaînement de grains dans la couche infratectale,  $\times 20000$ ; 11, exine dans l'intercolpium,  $\times 20000$ ; 12, structure de l'exine à proximité de l'amincissement polaire,  $\times 28200$ .







Pl. 18. — *Olax imbricata* Roxb. : 1, structure de l'exine dans un intercolpium,  $\times 45900$ ; 2, exine vers l'amincissement polaire,  $\times 27000$ ; 3, exine à l'amincissement polaire,  $\times 40000$ ; 4, coupe méridienne passant par une aperture,  $\times 40000$ ; 5, détail de la structure de l'exine sous la marge,  $\times 70000$ . — *Liriosma acuta* Miers : 6, coupe méridienne d'une aperture,  $\times 10000$ ; 7, détail de la structure de l'exine à la marge,  $\times 17000$ ; 8, structure de l'exine dans un intercolpium,  $\times 27000$ ; 9, exine au pôle,  $\times 27000$ .



Pl. 19. — *Ximenia perrieri* Cav. & Ker. : 1, structure de l'exine dans un intercolpium,  $\times 90000$ . — *Brachynema ramiflorum* Benth. : 2, exine dans un intercolpium,  $\times 27000$ ; 4, détail de l'exine, nuage de forams,  $\times 42000$ ; 5, coupe méridienne dans la marge, endexine,  $\times 20000$ ; 6, coupe transversale équatoriale d'une ouverture et de la marge, sole endosculptée, endexine,  $\times 40000$ .

les inflorescences sont plus complexes, le nombre d'étamines plus élevé, et le pollen est hétéropolaire.

— Dans les genres d'*Olaceæ*, l'inflorescence est généralement plus complexe dans les espèces d'Asie-Océanie dont le pollen a des apertures simples avec quelques traces d'endexine à l'aperture; les fleurs sont solitaires dans les espèces australiennes du genre *Ola* dont le pollen a une aperture complexe et totalement dépourvue d'endexine.

— Chez les *Schapfiæ* (*Schapfia*), l'endexine n'est partout présente que dans la sect. *Schapfia* et est seulement localisée à l'aperture dans la sect. *Codonium*; dans ces sections les bractées et la préfeuille sont soudées entre elles en involucre à la floraison. L'endexine est totalement absente lorsqu'il n'y a pas d'involucre (*Schapfiopsis*).

Dans cette série, l'apparition d'endexine est corrélative de la réduction progressive du nombre des étamines sur les deux cycles : remplacement des étamines par des staminodes avec zygomorphie de l'androcée, puis disparition d'un cycle externe d'étamines; en même temps, il y a apparition d'un involucre de bractée et préfeuilles à la floraison, soudures des pétales (ou tépales) et des filets des étamines aux pétales; la graine est généralement pourvue de 3 (2 à 4) cotylédons, mais par réductions chez certains parasites il n'y en a que 2 (*Ximenia*).

SÉRIE B : pollen avec de l'endexine partout présente.

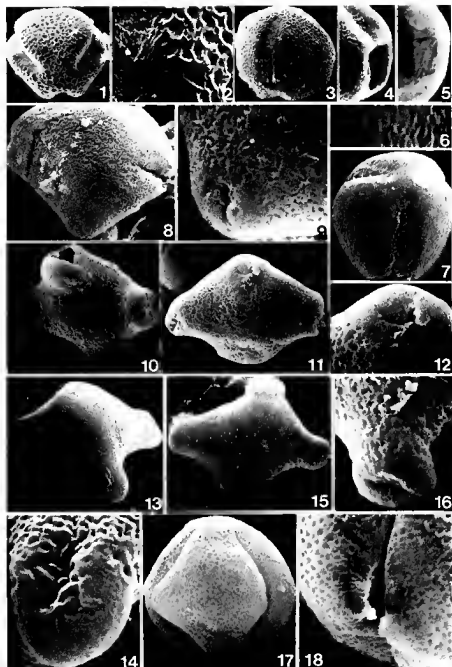
— Dans les *Heisteriæ*, chez *Heisteria*, l'endexine est relativement ténue chez *H. parvifolia* dont le pollen est faiblement hétéropolaire et plus épaisse chez *H. silvanii* (FEUER, 1977) dont les grains sont nettement hétéropolaires; de plus, l'hétéropolarité est particulièrement importante dans les espèces à 5 étamines (ex. *H. pentandra*) qui rappellent alors les *Aptandrea*.

Comparés aux pollens isopolaires de *Heisteria*, ceux de *Chaunochiton*, ont une endexine relativement épaisse et la fleur ne possède que 5 étamines.

— Chez les *Aptandrea* parasites, l'endexine est régulière, partout présente et relativement épaisse. Il n'y a qu'un cycle d'étamines soudées entre elles.

— Chez les *Anacoloseæ*, le pollen est colpé et présente peu d'endexine, surtout quand le tectum est lisse, dans ce cas, les fleurs ont des ovules entourés de deux téguments et un ovaire supère...; mais lorsque le pollen est colpé, il n'y a plus qu'un tégument autour de l'ovule et l'ovaire est semi-infère (FAGERLIND, 1947)...; lorsque le pollen est poré, les ovules sont dépourvus de téguments, l'ovaire est semi-infère, et il y a parasitisme. Dans les

Pl. 20. — *Ximenia americana* L. : 1, vue polaire,  $\times 3000$ ; 2, membrane aperturale et réseau avec la structure infralectale grenue visible dans les mailles,  $\times 10000$ . — *X. caffra* Sond. : 3,  $\times 3000$ ; 4, aperture complexe,  $\times 3000$ ; 5, vue interne de l'endoaperture,  $\times 3000$ . — *X. perrieri* Cav. & Ker. : 6, perforation tectale dans un intercolpium,  $\times 10000$ . — *X. parviflora* Benth. : 7, vue polaire,  $\times 2600$ . — *Harmandia mckongensis* Baill. : 8, vue subpolaire,  $\times 2200$ ; 9, détail de l'exine à l'aperture et vers un pôle,  $\times 6000$ . — *Ongokea gore* (Hua) Engl. : 10, pôle proximal,  $\times 3250$ . — *Aptandra spruceana* Miers : 11, vue subpolaire proximale et une aperture,  $\times 3000$ ; 12, ectoaperture,  $\times 6000$ . — *A. lilioides* Spruce : 13, pôle distal,  $\times 3000$ ; 14, ectoaperture,  $\times 10000$ . — *A. zenkeri* Engl. : 15, pôle proximal,  $\times 2000$ ; 16, ectoaperture allongée parallèlement à l'équateur,  $\times 8500$ . — *Worcesterianthus casearioides* Merr. : 17, intercolpium,  $\times 2600$ ; 18, aperture de face,  $\times 5000$ .



genres où le pollen a des apertures généralement simples, l'endexine est régulière et épaisse sous tout le pollen, en particulier chez les grains porés, quelque soit l'aspect du tectum.

Dans cette série, il y a donc épaississement de l'endexine qui devient régulière, sans aucune corrélation avec l'ornementation du tectum, notamment dans les grains porés bréviaxes souvent hétéropolaires des genres parasites. Accompagnant ces variations polliniques, il y a réduction des deux cycles d'étamines à un seul, sans transition, donnant ainsi des étamines oppositifétales par perte du cycle externe ou alternipétales par perte du cycle interne (*Heisteria p.p.*). Les graines ont 2 cotylédons sauf une exception, *Heisteria*, qui en possède 3 ou 4.

Dans ces deux séries polliniques, les tendances évolutives apparaissent identiques : réduction des cotylédons, des étamines, du nombre d'ovules et de leurs téguments, parasitisme, mais dans la série A (pollen généralement dépourvu d'endexine) seul le genre *Schapfia* dont le pollen de toute une section a de l'endexine, atteint les niveaux les plus évolués, comparables à ceux de la série B (pollen avec endexine). La présence d'endexine apparaît donc comme un caractère dérivé.

L'évolution de ces deux séries serait ainsi parallèle avec apparition de l'endexine dans la série A et fort développement de celle-ci dans la série B (schémas 1 à 3).

Le genre *Minquartia* déjà considéré comme le plus archaïque par de nombreux caractères floraux et son type d'inflorescence montre donc également le type pollinique le moins différencié : colpé, isopolaire et dépourvu d'endexine.

## CONCLUSIONS

Dans le pollen des *Isacnaceæ* nous avons montré que le tectum devient plus épais et complexe en même temps que l'exine interne est plus réduite; d'autre part, il y a simplification des apertures par perte de l'endexine, puis réduction de la sole entraînant sa disparition et développement des columelles qui sont d'abord très hautes, plus ou moins ramifiées, parfois plus ou moins remplacées par une structure grenue quand il n'y a plus de sole.

Dans le pollen des *Olacaceæ*, quand il y a simplification des apertures complexes, elles-mêmes dérivées d'apertures extrêmement simples sans endexine, c'est généralement l'inverse qui est observé : alors qu'il y a acquisition d'endexine d'abord aux apertures puis sous tout le grain là où le tectum est perforé et, enfin, partout quelque soit l'aspect du tectum, la sole devient continue (ex. *Schapfia*) et régulière, notamment à sa face externe; la couche infratectale indifférenciée devient : — nettement grenue irrégulière avec de très nombreux grains soudés à la sole, puis régulière, les grains disposés sur une strate étant plus ou moins soudés à la sole et au tectum — ou columellaire, les columelles étant très largement soudées au tectum

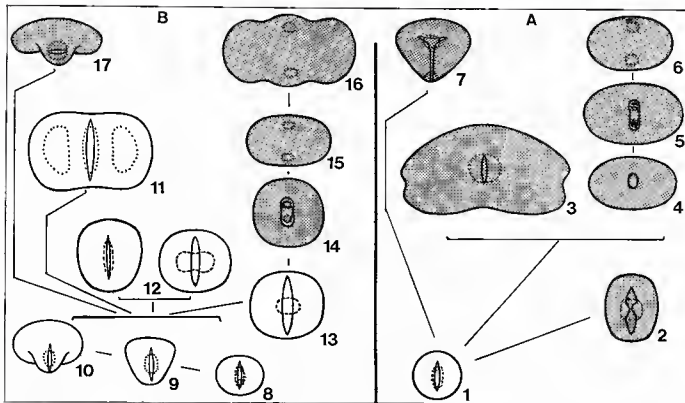


Schéma 1 : Série des pollens des Olacaceae sans endexine (A) et avec endexine (B) d'après le contour des grains et leurs apertures,  $\times 1000$ . — **Couleeae** : 1, *Coula edulis* Baill. — **Ximenieae** : 2, *Ximenia perrieri* Cav. & Ker. — **Olacae** : 3, *Olax benthamiana* Miq.; 4, *Olax imbricata* Roxb.; 5, *Ptychopetalum uncinatum* Anselmino; 6, *Ptychopetalum anceps* Oliv. — **Schaefferieae** : 7, *Schaefferia parvifolia* Planch. (sect. *Codonium*). — **Heisterieae** : 8, *Heisteria densifrons* Engl.; 9, *H. silvanii* Schwacke; 10, *H. pallida* Engl.; 11, *Chaunochiton kappleri* (Sagot) Ducke. — **Anacolosae** : 12, *Strombosia scheffleri* Engl.; 13, *Scorodocarpus borneensis* Becc.; 14, 15, *Anacolosia pervilleana* Baill.; 16, *Ptychopetalum diospyroidea* Cap. — **Aptandreae** : 17, *Aptandra zenkeri* Engl.

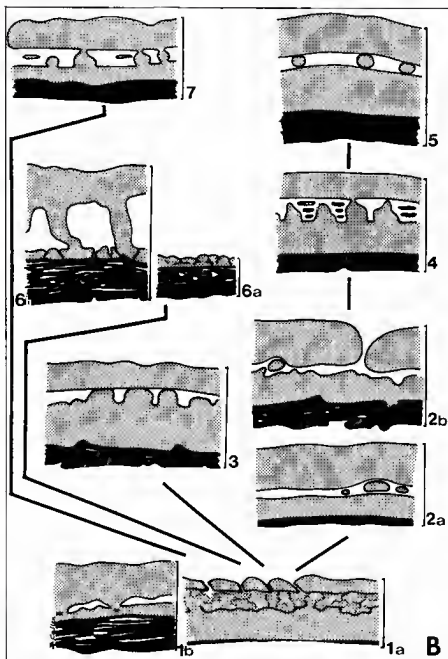


Schéma 2 : Série des pollens des Olacaceae à endexine d'après la structure de l'exine dans l'intercolpium : Heisteria : 1, *Heisteria parvifolia*; a, intercolpium; b, sous la marge et au pôle distal. — Anacoloseae : 2, *Scorodocarpus borneensis* : a, région à tectum lisse; b, région à tectum perforé; 3, *Strombosia scheffleri*; 4, *Anacolosa pervilleana*; 5, *Phanerodiscus diospyroidea*. — Helsteria : 6, *Chaunochiton kappleri* : a, intercolpium; b, sous la marge. — Aptandrae : 7, *Aptandra zenkeri*. — En pointillé, l'ectexine; en noir, l'endexine.



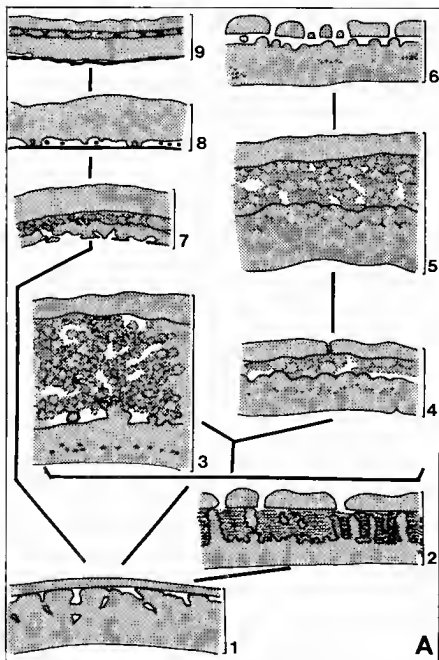


Schéma 3 : Série des pollens des Olacaceae dépourvus d'endexine, d'après la structure de l'exine dans l'intercolpium à l'exception de 3 espèces de *Schapfia* (fig. 9) : *Coullea* : 1, *Coullea edulis*. — *Ximeniæ* : 2, *Ximenia perrieri*. — *Olacæ* : 3, *Olax stricta*; 4, *Olax imbricata*; 5, *Liriosma acuta*; 6, *Ptychopetalum olacoides*. — *Schapfiæ* : 7, *Schapfia* sect. *Schapfiopsis*, *S. jasminodora* (Feuer, 1977); 8, sect. *Codonium*, *S. obliquifolia*; 9, sect. *Schapfia*, *S. fragrans* (Feuer, 1977). — En pointillé l'ectexine; en noir l'endexine.

(*Chaunochiton*). Seul le tectum lisse ou échinulé est massif; il devient irrégulièrement, puis très régulièrement et largement perforé (tendance au réseau) comme chez les *Icacinaceæ*. De plus, dans cette dernière famille comme dans le genre *Heisteria* (*Olacaceæ*), la sole présente le même aspect sous la marge : lisse et régulièrement amincie vers l'aperture; dans ces deux groupes les étamines sont ou peuvent être oppositipétales.

Le pollen des deux familles est bien distinct l'un de l'autre, notamment par la structure de la sole au niveau de la marge. Dans les *Icacinaceæ* il n'y a pas de pollen colpé primitif et les pollens bréviaxes sont dérivés comme les grains longiaxes et subsphériques, particulièrement nombreux dans cette famille.

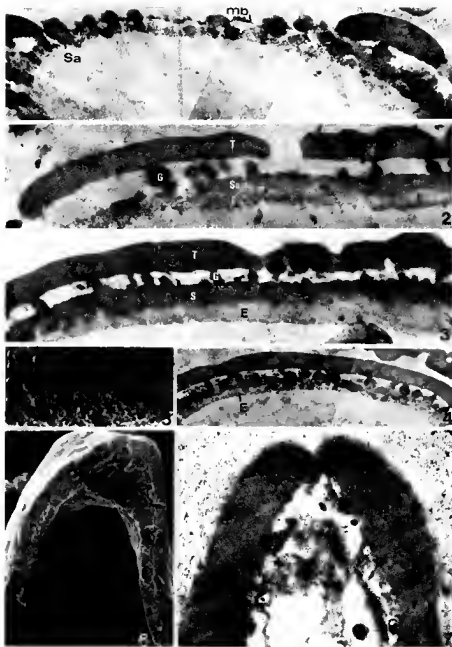
Lorsqu'il y a simplification des apertures dans ces deux familles, qu'il y ait périporie pour les grains équiaux (ce qui équivaut probablement à la dipolaroporie des grains bréviaxes, GUINET, communication personnelle), ou colpé avec présence ou perte d'endexine, il y a augmentation de l'ornementation et complication de la structure du tectum.

Dans ces deux familles, la tendance à la gamopétalie semble corrélative de la complication de la structure de l'ectexine et notamment du tectum. Mais dans les *Icacinaceæ* il y a perte de l'endexine, puis de la sole, puis des columelles alors que dans les *Olacaceæ*, il y a apparition de l'endexine, développement et régularisation de la sole, acquisition de columelles. Les variations de structure de l'exine interne de la couche infratectale sont donc inverses dans les deux familles. Il en est de même des modifications des types aperturaux qui passent de colpé à colporé, puis à poré dans les *Olacaceæ*.

Peut-on attribuer cette évolution pollinique des *Olacaceæ* à la présence de parasitisme dans la famille? La différenciation de la structure de l'exine des *Icacinaceæ* rappelle celle des Célastrales (LOBREAU-CALLEN, 1975) et des Gentianales (NILSSON & SKVARLA, 1969) où il y a tendance à la perte de la structure columellaire après son grand développement. Les *Olacaceæ* s'en distinguent notamment par leur adaptation au parasitisme qui permet de les comparer à d'autres Dicotylédones parasites ou saprophytes dont l'ultrastructure de l'exine est bien connue telles que : les *Krameriaceæ* (LARSEN, 1964) et les *Gentianaceæ* (NILSSON & SKVARLA, 1969).

Le pollen des *Krameriaceæ* (1 genre, *Krameria*) est colporé et columellaire. La sole peu épaisse, est lamellaire et présente de nombreux hiatus très fréquents chez les *Rosideæ* (LOBREAU-CALLEN, 1977). L'endexine est particulièrement épaisse sous tout le pollen. Par les caractères de l'exine, en particulier de la forte épaisseur de l'endexine, la sole réduite, la couche infratectale columellaire, le pollen des *Krameriaceæ* rappelle celui des *Polygalaceæ* ainsi que celui des *Malpighiaceæ* à pollens périporés et des *Trigonaceæ*, famille affine des *Polygalaceæ* (CRONQUIST, 1968).

NILSSON & SKVARLA (1969) ont pensé que la simplification de l'exine (tectum devenant lisse, couche infratectale columellaire remplacée par des grains qui eux-mêmes disparaissent; sole perdue) des *Gentianaceæ* saprophytes, en rapport avec la réduction des apertures était liée au mode de vie. Chez les *Olacaceæ*, beaucoup moins évoluées, il y a semble-t-il, à l'inverse,



Pl. 21. — *Aptandra zenkeri* Engl. : 1, coupe méridienne dans une ouverture, membrane aperturale verruqueuse, amas de sole sous chaque verrue,  $\times 42000$ ; 2, coupe transversale de la marge, sole fragmentée en amas,  $\times 42000$ ; 3, structure de l'exine à l'intercolpium, tendance à la structure columellaire de la couche infratectale,  $\times 50000$ ; 4, coupe méridienne de l'exine passant par la marge, amas de la sole,  $\times 20000$ . — *Schœpfia chinensis* Gardn. & Champ. : 5, sole endosculptée vers l'endoaperture,  $\times 5400$ ; 6, coupe transversale subéquatoriale d'un sillon, couche infratectale grenue, épaississement de la sole,  $\times 5400$ . — *Schœpfia obliquifolia* Turcz. : 7, coupe transversale subéquatoriale d'un sillon, endexine,  $\times 42000$ .

augmentation de la complexité de l'exine et apparition de l'endexine corrélées avec l'adaptation au parasitisme.

Il semble donc que l'adaptation au parasitisme et au saprophytisme n'entraîne pas nécessairement de simplification de l'exine, mais qu'elle correspond simplement à une évolution des structures exiniques selon les différents groupes étudiés. Ainsi, dans la comparaison entre *Icacinaceæ* et *Olacaceæ*, les variations ectexiniques du pollen des *Olacaceæ* sont en quelque sorte parallèles à celles mises en évidence dans les *Annonaceæ* (LE THOMAS & LUGARDON, 1976; LE THOMAS, 1978), alors que celles du pollen des *Icacinaceæ* sont comparables par exemple à celles actuellement connues dans les *Asteridaceæ*. Nous avons déjà montré les affinités du pollen des *Icacinaceæ* avec celui des *Dilleniaceæ* (LOBREAU-CALLEN, 1977); il semblerait d'après cette étude comparative que celui des *Olacaceæ* (bréviexie, absence d'ornementation etc.) serait davantage à rapprocher des *Rosidaceæ* (*sensu* CRONQUIST, 1968).

REMERCIEMENTS : Nous remercions M. le Professeur J.-F. LEROY, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie ainsi que MM. les Conservateurs des Herbiers qui ont mis ce matériel d'étude à notre disposition.

Nous exprimons toute notre reconnaissance à Ph. GUINET, Directeur-adjoint du Laboratoire de Palynologie EPHE de Montpellier et à A. LE THOMAS, Directeur-adjoint du Laboratoire de Phytomorphologie EPHE, pour les critiques constructives qu'ils ont bien voulu apporter à ce texte.

Les observations en microscopie électronique à transmission ont été réalisées au Laboratoire de Pathologie végétale du C.N.R.A. à Versailles grâce à l'obligeance de MM. les Directeurs P. CORNUET, F. RAPILLY et de M<sup>me</sup> E. MICHON.

Les études en microscopie électronique à balayage ont été réalisées par M<sup>lle</sup> WEBER au Laboratoire de Paléontologie du Muséum dirigé par M. le Professeur LEHMANN. Les cassures d'exine observées au MeB ont été réalisées en cryomicrotomie par M<sup>lle</sup> CHALOPIN.

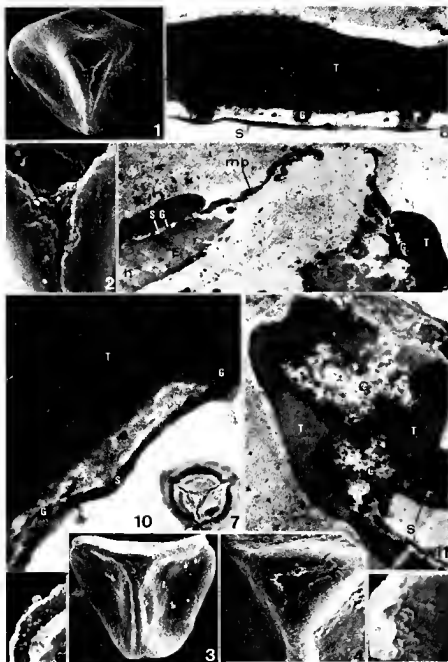
## LISTE DES ÉCHANTILLONS ILLUSTRÉS

### ICACINACEÆ

*Desmostachys brevipes* Engl. : Gabon, Le Testu 8468, P (Pl. 1, 2, 3). — *D. planchonianus* Miels : Madagascar, Perrier de la Bâthie 8684, P (Pl. 1, 1). — *D. tenuifolius* Oliv. : Gabon, Hallé & Le Thomas 74, P (Pl. 1, 4, 5).

### OLACACEÆ

*Anacolosia casearioides* Cav. & Ker. : Madagascar, Capuron 22800 SF (Pl. 9, 1). — *A. frutescens* Bl. : Java, Buwalda 3495, K (Pl. 9, 18). — *A. grandiflora* Loes. : Brésil, Glaziou 17474, P (Pl. 9, 17). — *A. griffithii* Mast. : Thaïlande, Kerr 14662, K (Pl. 9, 16). — *A. ilicoides* Mast. : Thaïlande, Kerr 1192, K (Pl. 9, 9). — *A. insularis* Christoph. : Samoa, Bristol 2483, K (Pl. 9, 11). — *A. lutea* Gillespie : Fiji, Smith 914, K (Pl. 9, 15). — *A. luzoniensis* Merr. : Philippines, Wenzel 3082, K (Pl. 9, 14). — *A. papuana* Schellenb. : Iles Salomons, Gafin & al., BSIP 12780, K (Pl. 9, 10). — *A. pervilleana* Baill. : Madagascar, Homolle 172, P (Pl. 9, 7; 13, 6; 14, 4, 5); Humbert 2719, P (Pl. 11, 12 à 14; 14, 1 à 3); Léandri 3614, P (Pl. 9, 5, 6, 8). — *A. puberula* Kurz. var. *andamanica* : St Andaman, King's Coll., s.n., K (Pl. 9, 13). — *A. unciifera* Louis & Boulique : Gabon, Le Testu 8293, P (Pl. 9, 12; 11, 16).



Pl. 22. — *Schœpfia jasminodora* Sicb. & Zucc. : 1, aperture de face,  $\times 2000$ ; 2, membrane recouvrant l'endoaperture,  $\times 8000$ ; 3, pôle proximal,  $\times 2000$ ; 4, syncolprie,  $\times 4000$ . — *S. fragrans* Wall. : 5, exine interne endosculptée vers l'aperture,  $\times 6250$ ; 6, fracture de l'exine montrant la couche infratectale grenue,  $\times 5000$ . — *S. ovata* Wight : 7, pôle proximal,  $\times 1000$  (le trait indique la disposition de la coupe fig. 11). — *S. obliquifolia* Turcz. : 8, coupe de l'exine dans un intercolpium,  $\times 42000$ ; 9, coupe méridienne de l'exine passant par un pore,  $\times 30000$ ; 10, détail de la couche infratectale et de la sole réduite à un feuillet,  $\times 90000$ ; 11, coupe transversale passant par le pôle proximal (comme indiqué fig. 7),  $\times 20000$ .

- Aptandra litrosmioides* Spruce : Amérique du Sud, Spruce 3000, P (Pl. 9, 23, 28, 29; 20, 13, 14). — *A. spruceana* Miers : Bolivie, France & al. 6092, K (Pl. 9, 27), P (Pl. 9, 25; 20, 11, 12). — *A. zenkeri* Engl. : Cameroun, Breteler 838, P (Pl. 21, 1 à 4); Zenker 332 P (Pl. 9, 26); Gabon, Le Testu 8488, P (Pl. 20, 15, 16).
- Aptandropsis discophora* Ducke : Brésil, Ducke 631, RB (Pl. 7, 1, 2).
- Brachynema ramiflorum* Benth. : Brésil, Ducke 10551, K (Pl. 10, 13; 19, 2).
- Cathedra grandiflora* Loes. : Brésil, Glaziou 16712, P (Pl. 11, 9 à 11). — *C. guianensis* Sandw. : Guyane anglaise, Forest department 5580, K (Pl. 5, 31; 11, 6). — *C. oblonga* Sleumer : Brésil, Ducke 24964, K (Pl. 9, 19). — *C. rubricaulis* Miers : Brésil, Tatto 3, K (Pl. 9, 20).
- Chamochiton kappleri* (Sagot) Ducke : Brésil, Froes 1988, P (Pl. 8, 1-7); Krukoff 1922, K (Pl. 5, 1 à 3). — *C. loranthoides* Benth. : Brésil, Wurdack & Adderley 42880, K (Pl. 5, 4, 5; 6, 13 à 15).
- Coula edulis* Baill. : Côte d'Ivoire, Bernardi 8296, P (Pl. 3, 1 à 4; 4, 1 à 5); Cameroun, s. coll., s.n., P (Pl. 2, 1, 2).
- Curupira tefeensis* Black : Amazonie, Black 47-1573, K (Pl. 2, 12; 3, 10 à 12).
- Diogoia zenkeri* (Engl.) Exell & Mendonça : Afrique, Touzet 30, P (Pl. 10, 10 à 12). Gabon, Pierre 6642, P (Pl. 5, 10, 11).
- Harmandia mekongensis* Baill. : Tonkin, Poilane 13228, P (Pl. 9, 30; 20, 8, 9).
- Heisteria acuminata* (H.B.K.) Engl. : Colombie, s. coll., s.n., P (Pl. 2, 13 à 15). — *H. amazonica* Sleumer : Brésil, Ducke 24970, K (Pl. 2, 16). — *H. brasiliensis* Engl. : Brésil, Ratter 2007, K et P (Pl. 2, 17 à 19; 6, 1 à 4). — *H. citrifolia* Engl. : Brésil, Eiten & Briten 3883, K (Pl. 2, 34 à 36). — *H. cyanocarpa* Poepp. & Engl. : Brésil, Krukoff s.n., K (Pl. 2, 37-39). — *H. densifrons* Engl. : Guyane, Jeanshave 6313, P (Pl. 2, 20, 21). — *H. laxiflora* Engl. : Brésil, Glaziou 20824, P (Pl. 2, 22, 23; 6, 5). — *H. micrantha* Huber : Brésil, Spruce 933, P (Pl. 2, 24). — *H. microcalyx* Sagot : Guyane, Oldeman 1125, P (Pl. 2, 25, 26, 33; 6, 8). — *H. minor* Glaz. : Brésil, Glaziou 10320, P (Pl. 2, 27; 6, 6, 7). — *H. ovata* Benth. : Brésil, Glaziou 14529, P (Pl. 2, 28; 6, 9, 10). — *H. pallida* Engl. : Brésil, Castelnau s.n., P (Pl. 2, 40 à 44). — *H. parvifolia* Sm. : Congo, Trochain 11446, P (Pl. 7, 3 à 8); Gabon, Le Testu 8317, P (Pl. 6, 11); Liberia, Baldwin 10264A, K (Pl. 2, 29). — *H. pentandra* Engl. : Brésil, Spruce 3301, P (Pl. 2, 30 à 32). — *H. scandens* Ducke : Brésil, Ascher 7783, K (Pl. 2, 48); Suriname, Lindeman 5183, U (Pl. 2, 45 à 47). — *H. silviani* Schwacke : Brésil, Handro 40631, K (Pl. 2, 56); Reitz & Klein 2217, U (Pl. 2, 49, 50; 6, 12). — *H. spruceana* Engl. : Brésil, Ducke 24969, K (Pl. 2, 51, 52). — *H. surinamensis* Amsh. : Guyane anglaise, Forest Department 4007, K (Pl. 2, 53, 54). — *H. zimmereri* Engl. : Gabon, Le Testu s.n., P (Pl. 2, 55).
- Liriosma acuta* Miers : Brésil, Ducke 23570, P (Pl. 15, 12, 13; 16, 19, 20; 18, 6 à 9). — *L. crassa* Monach. : Guyane anglaise, Field RB 103 (Record 7927), K (Pl. 15, 8). — *L. guianensis* Engl., Guyane anglaise, Field F 2945 (Record 6092), K (Pl. 15, 14). — *L. singularis* (Vell.) Mackr. : Brésil, Souza & Ferreira 1388, K (Pl. 15, 9).
- Minquartia guianensis* Aubl. : Guyane anglaise, Forest Department 2063, K (Pl. 2, 5); Suriname, Eibourg LBB 9438, P (Pl. 2, 3, 4, 6; 3, 5, 6).
- Ochanostachys amentacea* Mast. : Borneo, Haviland 3473, K (Pl. 2, 7 à 10); Scortechini s.n., P (Pl. 2, 11); Sumatra, Forbes 3086, P (Pl. 3, 7 à 9).
- Olax acuminata* Wall. : Birmanie, Pottinger s.n., CAL (Pl. 15, 4); *O. andronensis* Baker : Madagascar, Capuron 8456 SF, P (Pl. 16, 4 à 6). — *O. aphylla* R. Br. : Australie : Herb. Petit Thouars, Brown s.n., P (Pl. 16, 1 à 3). — *O. benthamiana* Miq. : Australie, Holms s.n., PERTH (Pl. 17, 3, 4); Pritzel 515, K (Pl. 17, 2). — *O. emineus* Bak. : Madagascar, Capuron 5692 SF, P (Pl. 15, 3, 9). — *O. gambecola* Baill. : Mozambique, Barbosa 2158, P (Pl. 15, 11). — *O. humbertii* Cav. & Ker. : Madagascar, Capuron 18559 SF, P (Pl. 15, 1). — *O. imbricata* Roxb. : Philippines, Merrill 5036, P (Pl. 16, 7); Montalban s.n., P (Pl. 18, 1 à 5). — *O. lanceolata* Cav. & Ker. : Madagascar, Capuron 12677 SF, P (Pl. 15, 7). — *O. nana* Wall. : Inde, Booth s.n., K (Pl. 16, 8, 9). — *O. obtusifolia* Wild. : Tanganyika, SENSIR 3100, K (Pl. 15, 5). — *O. phyllanthi* R. Br. : Australie, Brook s.n., MEL (Pl. 17, 5). — *O. psittachorum* (Lam.) Vahl, Réunion, Friedmann 1578, P (Pl. 16, 10, 11). — *O. retusa* Muell. : Australie, Gittings 627, MEL (Pl. 17, 6). — *O. scandens* Roxb. : Inde, Sebastine 2765, CAL (Pl. 15, 2). — *O. stricta* R. Br. : Australie, Strick s.n., Lab. Palyn. Montpellier (Pl. 17, 1); Baume s.n., P (Pl. 17, 7 à 12). — *O. wightiana* Wall. : Inde, Sedwick & Bell 3964, MH (Pl. 15, 6).

- Ongokea gore* (Hua) Engl. : Liberia, Bos 2694, K (Pl. 9, 21, 22, 24; 20, 10).  
*Phanerodiscus diospyroidea* Cap. : Madagascar, Capuron 11265 SF, P (Pl. 9, 3; 11, 7, 8; 13, 4, 5). — *P. perrieri* Cav. var. *orientalis* Cav. & Ker. : Capuron 6320 SF, P (Pl. 9, 2, 4; 11, 15).  
*Ptychopetalum anceps* Oliv. : Sierra Leone, Jordan 2115, K (Pl. 15, 15, 16; 16, 16).  
— *P. olacoides* Benth. : Amazonie, Froes 29608, P (Pl. 15, 19 à 21; 16, 17, 18; 19, 3 à 6). — *P. petiolatum* Oliv. var. *paniculatum* Engl. : Cameroun, Letouzey 9206, P (Pl. 16, 12 à 15). — *P. petiolatum* Oliv. : Cameroun, Herb. Way, P (Pl. 15, 18). — *P. uncinatum* Anselm. : Rio de Janeiro, Ducke 23853, K (Pl. 15, 17).  
*Schaeffia* sect. *Codonium* (Vahl) Endl. : *S. brasiliensis* A.DC. : Brésil, Hatschbach 23955, K (Pl. 15, 26, 27). — *S. haitiensis* Urb. & Britt. : Haïti, Ekman 9077, K (Pl. 15, 22, 23). — *S. obliquifolia* Turcz. : Ratter & al. 1281, P (Pl. 21, 7; 22, 8 à 11). — *S. obovata* Wright : Bahamas, Eggers 4246, K et P (Pl. 22, 7). — *S. parvifolia* Planch. : Mexique, Ortega 910, K (Pl. 15, 25). — *S. pringlei* Robx. : Mexique, Huston 1694, K (Pl. 15, 24). — sect. *Schaefflopsis* (Miers) Engl. : *S. chinensis* Gardn. & Champ. : Chine, Bodinier, 1051, P (Pl. 12, 5 à 7; 21, 5, 6); Yunnan, Manberg s.n., K (Pl. 15, 29). — *S. jasminodora* Sieb. & Zucc. : Chine, Monberg s.n., P (Pl. 22, 1 à 4). — Sect. *Schaeffia* : *S. fragrans* Wall. : Chine, Henry 12274 A, K (Pl. 15, 28); Sørensen, Larsen & Hansen 6498, P (Pl. 22, 5, 6).  
*Scorodocarpus borneensis* Becc. : Peninsule malaise, King 2984, P (Pl. 5, 6 à 9; 10, 1 à 3; 12, 1 à 3).  
*Strombosia glaucescens* Engl. var. *lucida* Léonard : Sierra Leone, Richards 7161, K (Pl. 5, 19). — *S. grandifolia* Hook. f. : Centrafrique, Tisserant 128, P (Pl. 5, 17, 18; 10, 14, 15). — *S. javanica* Bl. : Java, Cultivé à Bogor, Hochreutiner 98, P (Pl. 5, 20); Singapour, Amkill Field 952, K (Pl. 5, 21). — *S. philippinensis* (Baill.) Rolfe : Philippines, Borden 639, P (Pl. 11, 5); Ramos 40912, K (Pl. 5, 30). — *S. pustulata* Oliv. : Congo belge, Lebrun 1338, P (Pl. 11, 2, 3); Deighton 6133, P (Pl. 5, 22). — *S. scheffleri* Engl. : Ruanda-Urundi, Gathy 1822, P (Pl. 5, 24; 11, 1, 4; 12, 4; 13, 1 à 3); Tanganyika, Semble 2939, K (Pl. 5, 26, 27).  
*Strombosopsis tetrandra* Engl. : Cameroun, Breteler 2277, P (Pl. 5, 13; 10, 7 à 9); Centrafrique, Tisserant 1404, P (Pl. 5, 12, 14).  
*Tetrastylidium engleri* Schw. : Brésil, Glaziov s.n., P (Pl. 5, 15, 16), Glaziov 20213, K (Pl. 10, 4 à 6).  
*Ximenia americana* L. : Iles Fergusson, Brass 26025, K (Pl. 9, 32); Mozambique, Le Testu 490, P (Pl. 20, 1, 2). — *X. caffra* Sond. : Kenya, Adamson 10B, K (Pl. 9, 35); Pulhill & Paulo 696, P (Pl. 20, 4, 5); Mozambique, Gomes & Sousa 4399, P (Pl. 20, 3). — *X. elliptica* Forst. : Iles Tonga, Crosby s.n., K (Pl. 9, 31, 32). — *Ximenia parviflora* Benth. : Mexique, Diguët s.n., P (Pl. 20, 7); Pringle 3729, K (Pl. 9, 34, 36). — *X. perrieri* Cav. & Ker. : Madagascar, Chauvet 134, P (Pl. 14, 6, 7; 19, 1; 20, 6).

# RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AIRY SHAW, H. K., 1966. — in J. L. WILLIS, *A dictionary of the flowering plants and ferns*, Cambridge University Press, ed. 7.  
BAILLON, H., 1862-63. — Deuxième mémoire sur les Loranthacées, *Adansonia*, ser. 1, 79 p., 1 tab.  
BAILLON, H., 1886. — La place de *Minquartia* d'Aublet, *Bull. mens. Soc. Linn. Paris* : 585-586.  
BENTHAM, G., 1862. — Olacinae, in G. BENTHAM & J. D. HOOKER, *Genera plantarum* 1 (1) : 342-358.  
BLACK, G. A., 1948. — *Olacaceae*, in G. A. BLACK & J. MURÇA PIRES, *Dois Gêneros Novos, Curupira e Frésia, cinco espécies novas, uma nova combinação, chaves e observações sobre plantas da região amazônica*, *Bol. Técn. Inst. Agron. Norte* 15 : 16-19, 1 tab.  
CRONQUIST, A., 1968. — *The evolution and classification of flowering plants*, Boston, 396 p.  
DAHL, A. O. & ROWLEY, J. R., 1965. — Pollen of *Degeneria vitiensis*, *Jour. Arnold Arb.* 46 : 308-323.

- DOYLE, J., 1969. — Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic Coastal Plain and its evolutionary significance, *Journ. Arn. Arb.* 50 : 1-35.
- DOYLE, J., VAN CAMPO, M. & LUGARDON, B., 1975. — Observations on exine structure of Eucommidites and lower Cretaceous angiosperm pollen, *Pollen et Spores* 17 (3) : 429-486.
- EMBERGER, L., 1960. — Les végétaux vasculaires, in M. CHADEFAUD & L. EMBERGER, *Traité de Botanique*, Masson, ed. 2 (1 et 2), 1539 p.
- ENGLER, A., 1894. — Olacaceae, in ENGLER, A. & PRANTL, K., *Die Natürlichen Pflanzenfam.* 3 (1) : 231-242.
- ENGLER, A., 1897. — *Ibid.*, Nachträge zu 3 (1) : 144-149.
- ERDTMAN, G., 1952. — Pollen morphology and Plant taxonomy. Angiosperms. An Introduction to Palynology, 1, Stockholm, 539 p.
- ERDTMAN, G., 1969. — *Handbook of Palynology. An introduction to the study of pollen grains and spores*, Copenhagen, 486 p.
- FAEGRI, K. & IVERSEN, J., 1964. — *Textbook of pollen analysis*, Copenhagen, ed. 2, 237 p.
- FAGERLIND, F., VON, 1947. — Gynœceummorphologische und embryologische Studien in der Familie Olacaceae, *Botaniska Notiser* 3 : 207-230.
- FAGERLIND, F., VON, 1948. — Beiträge zur Kenntnis der Gynœceummorphologisch und Phylogenie der Santalales Familien, *Svensk Bot. Tidsk.* 42 (3) : 195-229.
- FEUER, M., 1977. — *Pollen morphology and evolution in the Santalales s. str. a parasitic order of flowering plants*, Ph. D. dissertation University of Massachusetts, Amherst, 426 p.
- FEUER, M., 1978. — Aperture evolution in the genus *Ptychopetalum* Benth., *Am. J. Bot.* 65 (7) : 759-763.
- HICKEY, L. J. & WOLFE, J. A., 1975. — The bases of Angiosperm Phylogeny; vegetative morphology, *Ann. Miss. Bot. Gard.* 62 : 538-589.
- HUTCHINSON, J., 1960. — *The families of flowering plants*, London, vol. 1, 510 p.
- KUHT, J., 1968. — Mutual affinities of Santalalean families, *Brittonia* 20 : 136-147.
- KUHT, J., 1969. — *The biology of parasitic flowering plants*, Univ. California Press, Berkeley and Los Angeles, 246 p.
- LANJOOW, J., 1968. — *Compendium van de Pteridophyta en Spermatophyta*, Amsterdam and Utrecht, 342 p.
- LARSON, D. A., 1964. — Further electron microscopic studies of exine structure and stratification, *Grana palynologica* 5 (3) : 265-276, 8 tab.
- LE THOMAS, A. & LUGARDON, B., 1976. — De la structure grenue à la structure columellaire dans le pollen des Annonacées, *Adansonia*, ser. 2, 15 (4) : 543-572.
- LE THOMAS, A., 1978. — *Interprétation phylogénétique des Angiospermes primitives à la lumière des caractères ultrastructuraux du pollen des Annonacées africaines*, Thèse Doct. État, Montpellier, 150 p., 29 tab.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1969. — Les limites de l'« ordre » des Célaciales d'après le pollen, *Pollen et Spores* 10 (3) : 499-555.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1971. — Icacinaceae, in J. GUERS, D. LOBREAU-CALLEN, M.-Th. DIMON, J. MALEY, G. CAMBON-BOU, *Palynologie Africaine, Bull. Inst. Fond. Afr. Noire*, ser. A, 34 (2) : Pl. 226-231.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1972. — Le pollen des Icacinaceae. I : Atlas, *Pollen et Spores* 14 (4) : 345-388.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1973. — Le pollen des Icacinaceae. II : Observations en microscopie électronique, corrélations, conclusions, *Pollen et Spores* 15 (1) : 47-89.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1974. — Celastraceae, Icacinaceae, in *Pollen et Spores d'Afrique Tropicale, Travaux et Documents de Géographie tropicale* 16 : 78-85, 120-127.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1975 a. — Les pollens des Célaciales et groupes apparentés, Thèse Doct. État, Montpellier, 156 p., 50 tab.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1975 b. — Les pollens colpés dans les Célaciales : interprétation nouvelle de l'aperture simple, *C.R. Acad. Sc., Paris* 280, ser. D : 2547-2550.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1976. — Ultrastructure de l'exine de quelques pollens de Célaciales et des groupes voisins, *Adansonia*, ser. 2, 16 (1) : 83-92.
- LOBREAU-CALLEN, D., 1977. — Les pollens des Célaciales : Illustrations, Commentaires, *E.P.H.E., Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier* 3, 73 p., 43 tab.



- LOBREAU-CALLEN, D., 1978. — New interpretation of the variation of the exine structure of simple apertured pollen grains in the Celastrales, *IV Int. Palynol. Conf., Lucknow* (1976-1977), 1 : 185-188.
- LOBREAU-CALLEN, D. (sous presse). — Variations morphologiques du pollen du genre *Thesium* (Santalaceae), A.P.L.F., Symposium, 1979, *Mém. Museum*.
- LOBREAU-CALLEN, D. & VILLIERS, J.-F. (1971). — A propos d'une note sur *Acrocalium congolanum* Baill. (Icacinacées), *Adansonia*, ser. 2, 11 (1) : 135-139.
- MAGUIRE, B., WURDACK, J. J. & HUANG, Y., 1974. — Pollen grains of some American Olacaceae, *Grana* 14 : 26-38.
- MANGENOT, G., 1973. — Données élémentaires sur l'Angiospermie, *Annales Univ. Abidjan*, ser. E, 4 (1), 233 p.
- MIERS, J., 1851. — *Ann. and Magaz. of nat. Hist.*, ser. 2, 3.
- MIERS, J., 1854. — *Contributions to Botany*.
- NILSSON, S. & SKVARLA, J., 1969. — Pollen morphology of saprophytic taxa in Gentianaceae, *Ann. Miss. Bot. Gard.* 56 : 420-438.
- PULLE, A. A., 1950. — *Compendium van de Terminologie, Nomenclatuur en Systematiek der Zaadplanten*, Utrecht, ed. 2.
- REED, C., 1955. — The comparative morphology of the Olacaceae, Opiliaceae and Octoknemataceae, *Mem. Soc. Broteriana* 10 : 29-79, 15 tab.
- ROWLEY, J. R. & PRIJANTO, B., 1977. — Selective destruction of the exine of pollen grains, *Geophytology* 7 (1) : 1-23.
- SLEUMER, H., 1935. — Olacaceae, in ENGLER, A. & PRANTL, K., *Die Natürlichen Pflanzenfam.*, ed. 2, 16 b : 5-32.
- SLEUMER, H., 1942. — Icacinaceae, *ibid.* 20 b : 322-396.
- SLEUMER, H., 1969. — Materials towards the knowledge of the Icacinaceae of Asia, Malesia and adjacent areas, *Blumea* 17 : 181-264.
- SLEUMER, H., 1971. — Icacinaceae, *Flora Malesiana*, ser. 1, 7 (1) : 1-87.
- STAUFFER, H. U., 1961. — Zur Morphologie und Taxonomie der Olacaceae-Tribu des Couleae (Santalales — Studien, VIII), *Vierteljahrsschrift der Naturf. Ges. Zürich Jahrg.* 106 : 412-418.
- TAKHTAJAN, A., 1969. — *Flowering plants; origin and dispersal*, Oliver Boyd ed., Edinburg, 310 p.
- TAKHTAJAN, A., 1973. — *Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen*, Fischer ed., Jena, 189 p.
- VAN CAMPO, M., 1966. — Pollen et Phylogénie. Les Bréviaxes, *Pollen et Spores* 15 (1) : 57-73.
- VAN CAMPO, M., 1976. — Patterns of pollen morphological variation within taxa, in the Evolutionary significance of the exine, I.K. FERGUSON & J. MULLER ed., *Linn. Soc. Symp. Ser.* (1) : 125-137.
- VAN CAMPO, M., 1978. — La face interne de l'exine, *Rev. of Palaeobot. Palynol.* 26 : 301-311.
- VAN CAMPO, M. & LUGARDON, B., 1973. — Structure grenue infratectale de l'ectexine des pollens de quelques Gymnospermes et Angiospermes, *Pollen et Spores* 15 (2) : 171-187.
- WALKER, J. & DOYLE, J., 1975. — The bases of angiosperm phylogeny: palynology, *Ann. Miss. Bot. Gard.* 62 (3) : 664-723.
- WETTSTEIN, R., 1934. — *Handbuch der Systematischen Botanik*, F. Deuticke, Leipzig und Wien, 1152 p.

Laboratoire Associé du C.N.R.S. n° 218.  
Laboratoire de Phytomorphologie  
générale et expérimentale  
de l'E.P.H.E. — PARIS



## NOUVELLES ESPÈCES DE SLOANEA (ELÆOCARPACEÆ) EN NOUVELLE-CALÉDONIE

C. TIREL

TIREL, C. — 30.05.1980. Nouvelles espèces de *Sloanea* (Elæocarpaceæ) en Nouvelle-Calédonie, *Adansonia*, ser. 2, 20 (1) : 91-106. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : L'auteur adopte la position de A. C. SMITH et celle de M. COODE en ce qui concerne plusieurs mises en synonymie en particulier celle d'*Antholoma* avec le genre *Sloanea*. Dans le matériel récolté récemment en Nouvelle-Calédonie par H. S. MACKEE, 6 espèces nouvelles ont été identifiées et sont décrites.

ABSTRACT: Most of the synonymy proposed by A. C. SMITH and M. COODE is adopted and particularly sinking *Antholoma* into the genus *Sloanea*. Studying the material of New-Caledonia recently collected by H. S. MACKEE, the author recognizes 6 new species and describes them.

Christiane Tirel, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

En 1800, LABILLARDIÈRE donne le nom d'*Antholoma*<sup>1</sup> à « l'un des plus beaux arbustes » de Nouvelle-Calédonie, remarquable par ses fleurs à corolle « d'une seule pièce en forme de godet » et désigne l'espèce-type *A. montana*. Depuis on a décrit seulement deux espèces néo-calédoniennes : *A. billardieri* Vieillard (1865) et *A. haplopoda* Guillaumin (1920).

Ce taxon est également représenté en Nouvelle-Guinée et c'est au cours de la révision des *Elæocarpaceæ* de ce pays que A. C. SMITH décide la mise en synonymie d'*Antholoma* avec le genre *Sloanea*. Ce point de vue auquel nous nous rallions, implique une conception très large du genre *Sloanea* englobant d'autres genres de l'ancien monde : *Phanicosperma* Miq., *Echinocarpus* Bl., *Anoniodes* Schltr. Cette opinion est fondée sur le raisonnement suivant :

— Des combinaisons de caractères à tous les degrés existent parmi les espèces rapportées à *Phanicosperma* ou *Echinocarpus* ; les limites sont trop floues pour permettre la séparation des deux genres.

— Les différences entre *Echinocarpus*, *Anoniodes* et *Antholoma* (genres que retient SCHLECHTER) ne sont pas d'une amplitude supérieure à celles observées au sein du genre *Sloanea* s. str. c'est-à-dire les espèces du continent américain ; il paraît donc logique de ne pas accorder à ces caractères une valeur supérieure à celle de barrière de section.

1. LABILLARDIÈRE range le genre nouveau dans la famille des Plaqueminiers c'est-à-dire les Ébenacées ; c'est PLANCHON qui, en 1854, lui reconnaîtra sa place au sein des Elæocarpaceæ-Tiliacées.

— Aucun critère absolu ne permet la séparation des genres de l'Ancien et du Nouveau Monde; on observe par contre des variations et de nombreuses combinaisons de caractères concernant le type inflorescentiel, les enveloppes florales, les étamines et la surface du fruit. Ainsi des fleurs apétales, typiques des *Sloanea* américains, se retrouvent parmi les espèces australiennes (*S. macbrydei* F.v. Muell., *S. woolsii* F.v. Muell.); inversement le double rang sépalôide de *S. jamaicensis* Hook. rappelle beaucoup ce qui existe chez « *Anoniodes* », c'est-à-dire un calice et une corolle de même nature. Parmi les *Sloanea* américains étudiés en détail par Earle SMITH on trouve des capsules inermes comme celles de tous les « *Antholoma* ».

— La gamopétalie, caractère qui conférerait son originalité au genre *Antholoma*, n'est pas constante. En effet, comme A. C. SMITH, et pour la première fois en Nouvelle-Calédonie, nous constatons l'existence d'espèces à pétales souvent très larges mais distincts et qui, par les autres caractères de leur appareil reproducteur, ne peuvent être rapportées à aucun taxon autre qu'« *Antholoma* ».

Toutes les espèces de Nouvelle-Calédonie se rangent dans la section *Antholoma*; cette section se caractérise par des fleurs à pétales  $\pm$  fusionnés et de grande taille bien différents du calice coriace gamosépale avant l'anthèse; des capsules ne présentant ni pointes ni épines; un arille soudé au tégument de la graine sauf en bordure du pôle micropylaire.

La mise en synonymie de la section *Pachycarpae* Smith à laquelle procède COODE en 1976 nous paraît justifiée; en effet, dans le matériel calédonien, les inflorescences (à l'exception d'une espèce) sont de type racémeux et le nombre de pétales dans les fleurs dialypétales dépasse 4, caractères que SMITH attribuait plutôt à la section *Pachycarpae*; quant à l'arille, troisième critère utilisé par SMITH pour séparer les deux sections, sa consistance, d'après COODE, dépendrait souvent de l'état de maturité de la graine.

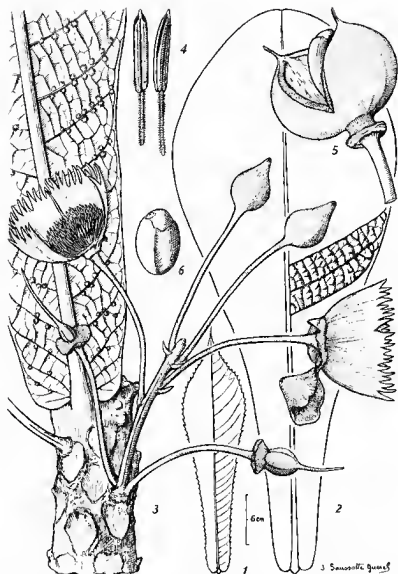
L'abondant matériel récolté ces dernières années par H. S. MACKEE s'est révélé particulièrement riche en nouveautés. En effet, en plus des 3 espèces déjà connues, nous en avons identifiées 6 autres<sup>1</sup>; la moitié d'entre elles présente une corolle entière, les autres étant dialypétales.

Parmi les 3 nouvelles espèces gamopétales (*S. magnifolia*, *S. koghiensis*, *S. raynaliana*) les deux premières se reconnaissent aisément même si le matériel est stérile; en effet leurs feuilles fortement gaufrées ne peuvent se confondre avec celles d'aucune autre espèce de *Sloanea*.

### *Sloanea magnifolia* Tirel, sp. nov.

*Arbor 5-15 m alta, interdum basi trunci anteridibus parvis angustis instructa. Rami usque ad apicem crassi, cristas foliorum sessilium, maximorum (40-90  $\times$  18-30) cm valde favosorum inter nervos secundarios et tertios ordines gerentes. Lamina spatulata, apice*

1. Une clé des espèces paraîtra dans un prochain fascicule de la Flore de la Nouvelle-Calédonie.



Pl. 1. — *Sloanea magnifolia* Trel : 1, silhouette réduite de feuille de jeune plant; 2, silhouette réduite de feuille d'arbre; 3, rameau florifère  $\times 2/3$ ; 4, étamines  $\times 3$ ; 5, capsule  $\times 2/3$ ; 6, graine  $\times 3$ . (1, MacKee 15916; 2, MacKee 22565; 3, 4, MacKee 26569; 5, 6, MacKee 22966).

*rotundata, basi cordata, marginibus repandis vulgo maxime corruptis, pagina inferiore in axillis nervorum secundorum et tertiorum acarodomatibus dense pilosis instructa. Costa media utraque pagina prominens, subtus subcylindrica, basi valde inflata; nervi secundarii tenuis fere 30-jugi; nervi tertiarum scalariformes. Folia stirpium novarum forma simili, sed minora, marginibus valde dentatis, nullis acarodomatibus, haud favosa.*

*Racemi 3-8-flori in circulis cicatricum foliorum inserti, vulgo a foliis terminalibus maxime distantes, rhachidi 1-16 cm longa, pedicellis proceris 3-8 cm longis sparsim pubescentibus. Calyx integer extra tenuiter tomentosus, 1,5-2,5 cm altus, sub anthesi sicut calyptra abruptus. Corolla integra corrugata, margine fimbriata, accrescens ad 3,8 cm longa. Plus quam 200 stamina in receptaculi pulvillo lato inserta, filamenta anthera paulo breviora vel longiora, anthera anguste-oblonga, mucronata usque ad medium dehiscenti. Ovarium 4 (5) duplicibus costis; quisque loculus 15-16 ovulatus.*

*Capsula tenuiter tomentosa, 4-5 sulcis ante dehiscentiam vix conspicuis; semina fere omnino arillo rubro-aureo tecta; testa fusco-castanea.*

TYPE : MacKee 26542, Col d'Amieu, Mt Pembai, 600-800 m, fl., 11.4.1973 (holo-, P!).

Arbre haut de 5-15 m; tronc à écorce brune presque lisse, présentant parfois de petits contreforts; architecture très simple (modèle de RAUH); branches très peu ramifiées. Rameaux épais, même sur les extrémités légèrement pubescentes; les feuilles récemment tombées laissent de fortes empreintes triangulaires.

Grandes feuilles sessiles, alternes, rassemblées au sommet des rameaux, peu épaisses, fortement gaufrées entre les nervures secondaires et tertiaires; face supérieure vert foncé brillant, glabre; face inférieure vert clair présentant des « pompons » régulièrement disposés à l'embranchement des nervures secondaires et tertiaires, signalant l'emplacement d'acarodomaties; limbe de 40-90 × 18-30 cm, spatulé, à sommet arrondi, base cordée, marges légèrement sinuées généralement déchiquetées. Nervure médiane saillante des 2 côtés, subcylindrique à la face inférieure et fortement renflée à la base; environ 30 paires de nervures secondaires, relativement fines, espacées de 1,5-3 cm, presque perpendiculaires à la nervure médiane dans la partie la plus étroite du limbe, arquées dans la partie supérieure; anses d'anastomose marginales; nervures tertiaires en échelle; réseau de nervilles finement saillant en dessous. Feuilles des jeunes plants et des rejets de taille réduite, papyracées, non gaufrées, de forme générale similaire à celle des spécimens adultes mais à bords fortement dentés, dépourvues d'acarodomaties à la face inférieure.

Grappes de 3-8 fleurs légèrement parfumées, situées dans les zones de cicatrices foliaires souvent très loin de la touffe terminale; axe de l'inflorescence long de 1-16 cm; pédicelles élancés, longs de 3-8 cm, garnis d'une fine pubescence éparse, axillés par une étroite bractée; 2 d'entre eux partent généralement tout à la base du rachis, les autres étant groupés vers le sommet. Boutons finement feutrés, coniques, très pointus juste avant l'anthèse, terminés par 2-5 petits mamelons tomenteux. Calice entier long de 1,5-2,5 cm, coriace, se détachant comme un capuchon au moment de l'anthèse. Corolle entière « en jupe plissée », à bords frangés (dents étroites et longues d'env. 0,8 mm), accrescente, longue de 2-3,8 cm, jaune pâle, extérieurement garnie de petits poils apprimés très denses le long des plis, intérieurement glabre tout à la base puis couverte de poils dense et ± dressés, devenant

apprimés et épars vers le haut. Sur le large coussinet réceptaculaire velouté (16 mm de diamètre) s'enfoncent plus de 200 étamines longues de 1,5 cm env.; filet finement hirsute, un peu plus court ou plus long que l'anthère; anthères étroitement oblongues, garnies de petits poils apprimés, pourvues d'un mucron de 0,5 mm; la fente de déhiscence d'abord très courte peut s'étendre jusqu'à mi-hauteur des loges. Ovaire conique haut de 6 mm environ, velu, présentant 4 (5) double côtes; style élané, long de 1,5-2 cm, 4 (5)-cannelé, couvert à la base d'une dense pubescence devenant nulle sur le stigmate; 4 (5) loges contenant chacune 15-16 ovules disposés en 2 séries longitudinales.

Capsules vert clair ou brunes, sphériques (4 cm de diamètre environ), sur lesquelles on discerne à peine les 4-5 sillons de déhiscence, coiffées par le style persistant, à surface granuleuse et finement feutrée; ouverture en 2 puis 3-4 valves; 1-2 graines superposées dans chaque loge; arille rouge-orangé recouvrant presque toute la graine, le testa brun foncé et brillant n'apparaissant qu'au niveau du pôle micropylaire. — Pl. 1.

Dans les forêts denses humides du Mt Aoupinié, du Mt Canala et du Plateau de Dogny, cette espèce constitue des peuplements assez importants.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ<sup>1</sup>: *MacKee* 15915, 15916 (rejet), 15917 (forme de jeunesse), Plateau de Dogny; 18096, Canala, sentier Ciu-Koindé; 18100, 18101 (forme de jeunesse), La Foa, Koindé; 18500, Hienghène, Ouengui; 18730, Hie Tchamba, exploitation Lelocart; 20565, Plateau de Dogny; 20647, Canala, sentier Ciu-Koindé; 21051, Hie Tchamba; 21389, Col d'Amieu, Me Ongue; 22879, Table Unio; 26542, Mt Pembai; 26569, Canala, sentier Ciu-Koindé; 26590, 26738, Mt Aoupinié; 36404, vallée d'Ouaïème; *Schmid* 1785, Mt Canala; *Tirel* 1360, Mt Aoupinié.

### *Sloanea koghiensis* Tirel, *sp. nov.*

*Arbor magna*, 20-45 m alta, basi trunci *antheridibus altis angustisque instructa*. Folia *valde favasa inter nervos secundarios et tertios; lamina late elliptica vel cordata*, 10-28 × 8-19 cm, *apice rotundata, basi rotundata vel cordata, marginibus leviter repandis, utraque pagina glabra*. Costa media *utroque pagina prominens; nervi secundarii 8-13-jugi, tertiarum scalariformes*. Petiolus 2,5-7 cm longus, glaber. Folia stirpium novarum *majora usque 55 cm longa, 25 cm lata, obovata, marginibus dentatis, haud favosa*.

*Racemi breves, 4-8-flori, interdum apicales, vulgo in axillis foliorum vel cicatricum novarum, rachidii compacta, 1-2,5 cm longa, pedicellis 4-5 cm longis sparsim pubescentibus, bracteis interdum foliaceis. Apices sepalorum tomentosis, stellae aspectu, valde prominentes in alabastra. Calyx sub anthesi in 4-5 sepalis caducissimis scissus. Corolla integra corrugata, dentibus brevibus, accrescens ad 3,8 cm longa. Torus 4 (5) angulatus. Stamina fere 130, filamento anthera breviora, anthera anguste-oblonga, longe apiculata, dehiscens rima brevissima. Ovarium in quoque loculo ovulis 12-16.*

*Capsula pubescens, costis 4-5 prominentibus, in valvis (3) 4-5 omnino recurvatis aperlens; semina fere omnino arillo rubro-aureo tecta; testa nigra.*

TYPE : *Corbasson* in *MacKee* 21880, Mt Koghi, près de l'Ermilage, 500 m, fl., 7.5.1970 (holo., P !).

Très grand arbre de 20-45 m, à contreforts en palette pouvant atteindre 5 m de hauteur; fût cylindrique à écorce grise ou brune, un peu rude. Extrémités des rameaux lisses, glabres ou presque.

1. Tous les spécimens cités dans ce travail sont conservés dans l'herbier du Muséum de Paris

Feuilles alternes, largement elliptiques à cordées, peu épaisses, fortement gaufrées entre les nervures secondaires et tertiaires, glabres et brillantes sur les deux faces, vert foncé au-dessus, vert clair en dessous; limbe de 10-28 × 8-19 cm, sommet obtus à arrondi, base arrondie à cordée, marges à peine ondulées. Nervures un peu en relief à la face supérieure entre les boursoffures, saillantes à la face inférieure; 8-13 paires de nervures secondaires espacées de 1-4 cm; anses d'anastomose marginales; nervures tertiaires en échelle; réseau de nervilles finement saillant en-dessous sur le sec. Pétiole long de 2,5-7 cm, de section ronde, glabre. Feuilles des jeunes plants et des rejets non gaufrées, beaucoup plus grandes (jusqu'à 55 × 25 cm), de forme obovale, à bords dentés, à sommet acuminé et base profondément cordée.

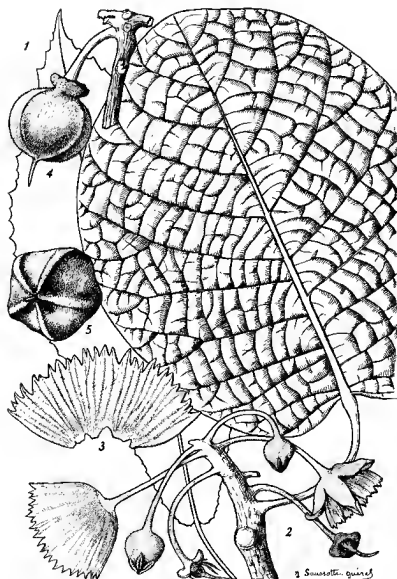
Courtes grappes de 4-8 fleurs parfois terminales, plus généralement à l'aisselle des feuilles ou des cicatrices foliaires récentes; pédicelles à fine pubescence épars, longs de 4-5 cm, parfois rapprochés au point de former une ombelle au sommet de l'axe inflorescentiel trapu long de 1-2,5 cm; parfois bractées foliacées. Boutons finement pubescents, globuleux-coniques, surmontés par les 4-5 extrémités sépalaires en étoile, fortement proéminentes et laineuses; à l'épanouissement de la fleur les sépales coriaces et particulièrement épais au sommet s'individualisent complètement mais tombent assez rapidement. Corolle blanc-jaunâtre, entière « en jupe plissée », accrescente, longue de 2-3,8 cm, bordée de dents assez larges, irrégulières (0,2-1,2 mm) pointues au sommet; à l'extérieur de la corolle petits poils apprimés très denses le long des plis, sur l'intérieur poils serrés et ± dressés dans la moitié inférieure (sauf tout à la base) devenant apprimés et épars vers le haut. Torus grossièrement 4 (5)-angulaire, large de 10 mm env., dans lequel s'enfoncent environ 130 étamines, longues de 13 mm en moyenne; filet hirsute, plus court que l'anthère; anthères étroitement oblongues, couvertes de poils courts, à connectif longuement acuminé (1,2 mm), à fentes de déhiscence très courtes. Ovaire haut de 4 mm environ, velu, 4-5-côtelé; style de 15 mm env., couvert de poils denses sauf sur le sommet où les cannelures sont visibles; 4-5 loges contenant chacune 12-16 ovules.

Capsules vertes puis brunes surmontées par le style persistant, de diamètre transversal souvent supérieur au diamètre longitudinal (3 × 3,5 cm), présentant 4-5 côtes très proéminentes surtout au sommet; surface granuleuse garnie d'une pubescence très courte ± dense et de poils plus longs, clairsemés; ouverture en (3) 4-5 valves qui se recouvrent complètement; dans chaque loge fertile, 1 (2) graines à arille rouge-orangé; le testa rouge n'apparaît qu'au pôle micropylaire. — Pl. 2.

Espèce rare sauf sur le Mt Koghi où se rencontre, dans une aire relativement restreinte, une abondante population (Pl. 3); cet arbre magnifique dépasse souvent la voûte forestière.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : MacKee 18309, 21766, 21880, 22966, 23373, 23865, 35604, 35605, Mt Koghi, au-dessus de l'Ermitage; 35496, 35497, Hte Ouen Koura; 37517, Hte Yatè, R. Bleue; Schmid 4954, *ibid.*





Pl. 2. — *Sloanea koghiensis* Tirel : 1, silhouette de feuille de jeune plant  $\times 2/3$ ; 2, rameau florifère  $\times 2/3$ ; 3, fragment de corolle  $\times 2/3$ ; 4, capsule de profil  $\times 2/3$ ; 5, capsule en vue apicale  $\times 2/3$ . (1, MacKee 35605; 2, Corbasson in MacKee 21880; 3, MacKee 21766; 4, 5, MacKee 22966).

**Sloanea raynaliana** Tirel, *sp. nov.*<sup>1</sup>

*Affinis S. montanae* (Labill.) A. C. Smith *sed statura majora, foliis leviter undulatis, vulgo majoribus et latioribus, colore minus obscura, ramorum apicibus velutinis differt.*

*Arbor 10-25 m alta, sæpe basi trunci anteribus altis angustisque instructa. Rami apice velutini. Folia undulata, elliptico-ovata, 15-35 × 9-18 cm, apice rotundata, basi cuneata, rotundata vel leviter cordata, marginibus leviter repandis, utraque pagina vulgo glabra. Nervi validi, secundarii 8-12-jugti, tertiarii scalariformes. Petiolus 3-11 cm longus, puberulus vel glaber.*

*Racemi 2-6-flori, in axillis foliorum vel cicatricum novarum; axis, pedicelli alabastraque pilis sparsis parvis instructi vel tomentelli, rhachidi compacta, 2-4 cm longa, pedicellis 2-5,5 (-8) cm longis. Calyx sub anthesi ± divisus, præcoxi scissura circum receptaculum. Corolla integra corrugata, 2-3,5 cm longa, dentibus angustis inæqualibus (2-8 mm). Stamina fere 130 in receptaculi pulvillo inserta, filamenta anthera breviora vel æquilongia, anthera lineari-lanceolata, longe apiculata, usque ad medium dehiscenti. Ovarium in quoque loculo ovulis 12-16.*

*Capsula tenuiter tomentosa, leviter depressa inter dehiscentiæ rimas, in valvis 4-5 subtransversis vel recurvatis aperiens; semina fere omnino arillo aureo tecta; testa nigra.*

TYPE : MacKee 26590, Mt Aoupinié, exploitation Devillers, 500-600 m, fl., 27. 4.1973 (holo-, P<sup>1</sup>).

Arbre haut de 10-25 m ou plus, souvent pourvu de hauts contreforts étroits; écorce brune ou grise, presque lisse. Rameaux épais, renflés dans les zones de cicatrices foliaires, veloutés sur les extrémités.

Feuilles alternes groupées sur les pousses de l'année, coriaces, un peu gondolées, le plus souvent glabres des 2 côtés, plus rarement garnies de petits poils dressés épars, sur le frais vert foncé brillant au-dessus, vert clair brillant en dessous, sur le sec souvent très pâles et ternes; limbe de 15-35 × 9-18 cm, elliptique-ovale, sommet arrondi, base aiguë ou arrondie à légèrement cordée, marges faiblement ondulées. Nervures médiane et secondaires assez fortes, à peine en relief au-dessus, saillantes en dessous; 8-12 paires de nervures secondaires espacées de 1,5-4 cm; anses d'anastomose marginales; nervures tertiaires en échelle; réseau de nervilles à peine discernable à finement saillant à la face inférieure. Pétiole long de 3-11 cm, de section ronde, pubérulent ou glabre; sur le frais les renflements du sommet et de la base sont très marqués et de couleur rose. Feuilles des jeunes plants plus grandes, acuminées au sommet et toujours cordées à la base, à bords parfois un peu dentés.

Grappes de 2-6 fleurs localisées à l'extrémité des rameaux à l'aisselle des feuilles ou des cicatrices foliaires très récentes; rachis, pédicelles, boutons, garnis de tout petits poils épars ou finement tomenteux; axe de l'inflorescence trapu, long de 2-4 cm; pédicelles de 2-5,5 (-8) cm. Boutons largement coniques sur lesquels les 4-5 extrémités tomenteuses des sépales ne font que légèrement saillie. A l'épanouissement de la fleur, les sépales coriaces et épaissis au sommet, longs de 1,8-2,5 cm s'individualisent complètement et la déchirure péri-réceptaculaire apparaît précocement. Fleurs odorantes à corolle entière « en jupe plissée » longue de 2-3,5 cm, à dents

1. Espèce dédiée à la mémoire de notre collègue Jean RAYNAL, botaniste de tout premier ordre et infatigable prospecteur, en souvenir de notre amitié.



Pl. 3. — *Sloanea koghiensis* Tirel : à gauche, base du tronc; à droite, jeune plant (Mt Koghi). — Photos C. TIREL.

assez étroites et irrégulières (2-8 mm), extérieurement garnie de tout petits poils épars, intérieurement pubérulente dans le tiers inférieur. Sur le coussinet réceptaculaire de 12 mm de diamètre en moyenne, s'enfoncent environ 130 étamines, longues de 1 cm en moyenne; filet hirsute plus court à égal à l'anthère; anthères linéaire-lancéolées, longuement apiculées, garnies de bandes de petits poils raides; la fente de déhiscence peut s'étendre au tiers ou même à la moitié de la loge. Pistil long de 15-25 mm, velouté jusqu'à mi-hauteur, 4-5-côté; ovaire à surface sillonnée; 4-5 loges, pourvues intérieurement de poils longs et denses, contenant chacune 12-16 ovules disposés en 2 séries longitudinales.

Capsules vert clair, subsphériques (2-4 cm de diam.) surmontées par le style persistant, à surface granuleuse cachée par un indument feutré, légèrement déprimées entre les discrètes lignes de déhiscence; ouverture en 4-5 valves qui parfois se récurvent un peu, intérieurement mamelonnées et généralement pileuses; 1-2 graines par loge, à arille orange; testa noir au pôle micropylaire. — Pl. 4, 4-6.

Affine de *S. montana* par ses inflorescences et ses fleurs, *S. raynaliana* ne présente, en herbier et dans la nature, aucun caractère morphologique de l'appareil végétatif permettant de la distinguer de l'espèce dialypétale *S. ramiflora* que l'on trouve souvent dans les mêmes localités.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : MacKee 12362, col des Roussettes; 16745, Hte Tchamba; 18004, Hte Tchamba; 20793, Hte Diahot; 20873, Hte vallée de Mou; 26561, sentier Ciu-Koindé; 26590, Mt Aoupinié; 31365, Hte Koua; 35067, Mt Aoupinié; 35609, 35610, vallée de Thy; Sarlin 232, s.l.; Tirel 1359, Mt Aoupinié.

### *Sloanea ramiflora* Tirel, *sp. nov.*

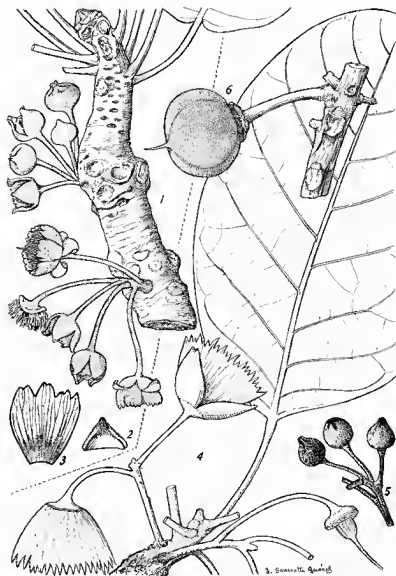
A *S. raynaliana* Tirel, inflorescentiis ramifloris, florum petalis liberis et staminibus etiam multioribus præcipue differt.

Arbor fere 20 m alta, sæpe basi trunci anteridibus altis angustisque instructa. Rami crassi in circulis cicatricum foliorum inflati, apice pubescentes. Folia undulata vel leviter favosa inter nervos secundarios et tertios, elliptico-ovata, 15-40 × 8-26 cm, apice rotundata, basi rotundata vel leviter cordata, marginibus repandis, utraque pagina glabra. Nervi validi, secundarii 7-14-jugi, tertiarum scalariformes. Petiolus 5-13 cm longus, basi puberulus.

Racemi compacti, 3-10-flori in circulis cicatricum foliorum inserti, vulgo a cristis foliorum distantes, rhachidi 1-3 cm longa, pedicellis 3-6 cm longis argenteo-tomentosis. Alabastra argenteo-tomentosa, apicibus sepalorum valde prominentibus. Calyx sub anthesi basi scissus vel in 2-4 sepalis caducissimis divisus. Petala 5-8 libera, imbricata, accrescentia, 1,5-3 cm longa, varie lata, dentibus brevibus. Stamina 200 — plus quam 300 in receptaculi puvillo latissimo inserta, filamento anthera brevior vel paulo longior, anthera anguste-lanceolata, longe apiculata, usque ad medium dehiscenti. Ovarium in quoque loculo ovulis 12-18. — Pl. 4, 1-3.

TYPE : MacKee 26598, Mt Aoupinié, exploitation Devillers, 500-600 m, fl., 27.4.1973 (holo-, P!).

Bel arbre de plus de 20 m de hauteur à fût cylindrique pouvant atteindre 1,50 m de diamètre et souvent pourvu de grands contreforts; écorce grise ou brun clair, un peu rude. Gros rameaux sur lesquels alternent les zones



Pl. 4. — *Sloanea ramiflora* Tirel : 1, rameau florifère  $\times 2/3$ ; 2, sommet d'un pétale vu de l'intérieur; 3, pétale  $\times 2/3$ . (1, 2, MacKee 26598; 3, MacKee 26575). — *Sloanea raynaliana* Tirel : 4, rameau florifère  $\times 2/3$ ; 5, boutons  $\times 2/3$ ; 6, capsule  $\times 2/3$ . (4, 5, MacKee 26590; 6, MacKee 20793).

renflées garnies de cicatrices foliaires et celles, moins épaisses, couvertes des cicatrices d'écailles étroites et serrées; jeunes pousses veloutées.

Feuilles alternes, groupées sur les extrémités, coriaces, gondolées ou légèrement gaufrées entre les nervures secondaires, glabres et brillantes sur les 2 faces, vert foncé au-dessus, plus claires en dessous; limbe de 15-40 × 8-26 cm, elliptique-ovale, sommet arrondi, base arrondie à faiblement cordée, marges ondulées. Nervures médiane et secondaires assez fortes, à peine en relief au-dessus, saillantes en dessous; 7-14 paires de nervures secondaires, espacées de 1,5-4 cm; anses d'anastomose très près des bords; nervures tertiaires en échelle; réseau de nervilles non ou peu visible à la face supérieure, saillant à la face inférieure. Pétiole long de 5-13 cm, de section ronde, pubérent à la base.

Grappes contractées situées dans les zones dénudées généralement loin de la touffe foliaire sommitale, comportant 3-10 fleurs dont les 2 premières partent tout à la base de l'axe inflorescentiel très court (1-3 cm); allure fasciculée des longs pédicelles (3-6 cm); axes, pédicelles, boutons couverts d'un feutrage argenté. Gros boutons urcéolés sur lesquels les bourrelets sépalaires font saillie. A l'épanouissement de la fleur, le calice entier se déchire à la base ou se divise en 2-4 segments assez rapidement caduques; sépales glabres intérieurement sauf sur le sommet pourvu d'une côte épaisse et tomenteuse. Fleurs sentant le miel présentant 5-8 pétales libres, blanc-jaunâtre, en préfloraison imbriquée, fortement accrescents, longs de 1,5-3 cm, de largeur très variable (1 seul pétale peut border la moitié du réceptacle alors que d'autres ne dépassent pas 3 mm à la base), intérieurement tomenteux sur la moitié inférieure, extérieurement couverts de poils très denses et soyeux dans les jeunes fleurs, dents irrégulières, la plupart courtes et émoussées. Coussinet réceptaculaire particulièrement large (15 mm de diam. env.) dans lequel s'enfoncent 200 à plus de 300 étamines, longues de 1 cm env.; anthères linéaires lancéolées, longuement apiculées, garnies de tous petits poils; fente pouvant atteindre la moitié de la loge; filet hirsute sensiblement de la longueur de l'anthère. Pistil conique, long de 18 mm env., couvert de poils très denses et longs sauf au sommet, 4-5-côté; ovaire à 4-5 loges contenant chacune 12-18 ovules.

Comme nous l'avons noté plus haut il est impossible de distinguer *S. ramiflora* et *S. raynaliana* sur échantillons stériles; il faut alors pratiquer sur les feuilles adultes une coupe anatomique : chez *S. ramiflora* il existe toujours 2 couches hypodermiques sous l'épiderme supérieur alors que chez *S. raynaliana*, il n'y en a qu'une (dans les zones situées entre les faisceaux libéro-ligneux).

Les fleurs sont bien différentes et l'emplacement des inflorescences caractéristique chez chacune des espèces : dans les zones défeuillées des rameaux chez *S. ramiflora*, sur les extrémités et à l'aisselle des feuilles chez *S. raynaliana*.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : MacKee 12304, col d'Amieu; 21688, Hte Tchamba; 26575, 26598, Mt Aoupinié; 26699, Mt Pembai; 32052, Mt Aoupinié; 35606, Mt Koghi; Mac Daniels 2162, Tru; Sarlin 69, forêt de Thy.

*Sloanea lepida* Tirel, *sp. nov.*

*Arbor fere 10 m alta; rami graciles, apice pubescentes. Folia papyracea, elliptica 8-16 × 3,5-7 cm, apice basique acuta, marginibus undulatis, utraque pagina glabra. Nerv. tenues, secundarii 7-9-jugi; reticulum subius vix conspicuum. Petiolus gracilis, 1,5-3 cm longus, leviter canaliculatus, sparsim puberulus.*

*Racemi breves axillaris 3-7-flori, ad apicem ramorum inserti, rhachidi brevissima, 0,5-3 cm, pedicellis subfasciculatis 2,5-4 cm longis, sparsim pubescentibus, basi inflata et puberula. Calyx integer extra subglaber, sub anthesi sicut calyptra abrumpens. Flores fortem odorem mellis redolentes, petalis 4-7 albis, accrescentibus, 12-20 mm longis, varie latis, imbricatis, marginibus inaequaliter dentatis. Stamina 70-100, 7-9 mm longa, filamentis distincte anthera longiore, anthera lanceolata 2-3 mm longa, apiculata, rima dehiscentiae brevi. Ovarium in quoque loculo ovulis 6-8.*

*Capsula, tenuiter tomentosa, in valvis 4-5 inaequalibus aperiens; semina subsphaerica fere omnino arillo rubro tecta, testa fusco-castanea.*

TYPE : MacKee 21700, col d'Amieu, Oua Nemi, 300 m, fl. et fr., 25.3.1970 (holo-, P!).

Arbre d'une dizaine de mètres à écorce grise assez rude. Rameaux grêles, finement pubescents au sommet.

Feuilles papyracées, alternes, un peu échelonnées sur les extrémités des rameaux, glabres des 2 côtés, vert foncé brillant au-dessus, plus claires en dessous; limbe de 8-16 × 3,5-7 cm, elliptique, à sommet et base aigus, marges finement gondolées. Nervures médiane et secondaires fines, planes au-dessus, saillantes en dessous; 7-9 paires de nervures secondaires, espacées de 0,8-2,5 cm, arches d'anastomose marginales et très discrètes; réseau de nervilles à peine visible à la face inférieure sur le sec. Pétiole grêle, long de 1,5-3 cm, légèrement en creux au-dessus, à pubescence très fine.

Grappes contractées, situées à l'extrémité des rameaux d'abord à l'aisselle des feuilles qui tombent rapidement, comportant 3-7 fleurs dont les 2 premières partent tout à la base du court axe inflorescentiel (0,5-3 cm); allure fasciculée des pédicelles grêles et longs (2,5-4 cm), pourvus d'une fine pubescence plus dense au niveau du renflement inférieur en manchon. Boutons coniques glabres sur lesquels les extrémités sépales veloutées restent discrètes. A l'épanouissement de la fleur, le calice coriace de 7 mm environ se détache d'une seule pièce comme un capuchon. Fleurs dégageant une forte odeur de miel, présentant 4-7 pétales blancs, de largeur variable, longs de 1,2-2 cm, en préfloraison imbriquée, subrectangulaires ou ± élargis vers le haut, bordés de dents irrégulières (0,5-3 mm) arrondies au sommet, intérieurement tomenteux jusqu'à mi-hauteur, extérieurement garnis de poils apprimés dont la densité s'atténue de bas en haut. Dans le coussinet réceptaculaire de 8 mm de diamètre environ s'enfoncent 70-100 étamines longues de 7-9 mm; filet hirsute, nettement plus long que l'anthère; anthères lancéolées, longues de 2-3 mm, à connectif acuminé, pubescentes, à fente de déhiscence courte. Pistil élané, long de 12-15 mm, velouté; style glabre au sommet; petit ovaire globuleux 4-5-côté; chacune des 4-5 loges contient 6-8 ovules disposés en 2 séries longitudinales.

Capsules brunes, de 2,5 cm de diamètre environ, portées par des pédicelles élanés; surface granuleuse couverte de petits poils feutrés; ouver-

ture en 4-5 valves irrégulières intérieurement garnies de poils fins; dans chaque loge fertile 1-2 graines globuleuses presque complètement recouvertes par l'arille rouge; testa brun au pôle micropylaire. — Pl. 5, 1-5.

***Sloanea suaveolens* Tirel, *sp. nov.***

*A. S. lepida* Tirel *foliis coriaceis costa media crassa et petiolo valido, florum sepalis distinctis et recurvatis sub anthesi, praecipue differt.*

*Arbor fere 10 m alta; rami apice glabri. Folia coriacea, elliptico-obovata, 11-20 × 5-9 cm, apice rotundata, basi acuta, marginibus leviter repandis, utraque pagina glabra. Costa media crassa; secundarii tenues; reticulum subius prominens. Petiolus validus, 3,5-7 cm longus, in sectione semi-circundatus vel leviter canaliculatus, glaber.*

*Racemi 3-11-flori in axillis foliorum orti, rhachidi 1-4 cm longa, pedicellis 3-6 cm longis, sparsim puberulis. Flores mellem olentes, sepalis distinctis et recurvatis ab anthesi, petalis 6 (7) accrescentibus, 12-24 mm longis, varie latis, imbricatis, marginibus maxime dentatis, utraque pagina usque ad tertium pubescenti. Stamina 130-150, filamento anthera breviora vel aequilonga, anthera anguste-oblonga, longe apiculata, rima dehiscentia brevi. Ovarium in quoque loculo ovulis 6-8.*

TYPE : *MacKee 26406*, Mt Tonine, 800-1000 m, fl., 16.3.1973 (holo-, P!).

Arbre d'une dizaine de mètres à écorce brune un peu rude. Rameaux lisses et glabres au sommet.

Feuilles coriaces, alternes, un peu échelonnées sur les extrémités, glabres des 2 côtés, vert foncé brillant au-dessus, plus claires en dessous; limbe de 11-20 × 5-9 cm, elliptique-ovale, à sommet obtus-arrondi, base aiguë, bords à peine ondulés. Nervure médiane qui sur le 1/3 inférieur est aussi large que le pétiole; 7-10 paires de nervures secondaires fines à peine en relief sur les 2 faces, espacées de 1-3,5 cm, sans bifurcation marquée, anastomoses marginales à peine discernables; mailles du réseau de nervilles polygonales et en relief à la face inférieure sur le sec. Pétiole relativement robuste, long de 3,5-7 cm, plat à légèrement en creux au-dessus, glabre.

Grappes nombreuses de 3-11 fleurs à l'aisselle des feuilles ou des cicatrices foliaires récentes; pédicelles grêles et longs de 3-6 cm, très finement pubescents, groupés pour la plupart au sommet de l'axe inflorescentiel long de 1-4 cm. Boutons largement coniques à pubescence très fine et éparse, au sommet desquels on distingue les extrémités veloutées des sépales. A l'épanouissement de la fleur le calice coriace se déchire en (2) 3-4 segments longs de 8-10 mm qui se recourvent sous la corolle et persistent assez longtemps. Fleurs dégageant une odeur de miel; corolle blanche formée de 6 (7) pétales accrescents, longs de 1,2-2,4 cm, de largeur très variable, subrectangulaires à  $\pm$  élargis vers le haut, à préfloraison imbriquée, à dents profondes (3-10 mm) arrondies au sommet, intérieurement et extérieurement couverts d'une dense pubescence dans le 1/3 inférieur. Dans le coussinet réceptaculaire de 9 mm de diamètre s'enfoncent 130-150 étamines, longues de 6-7,5 mm; filet hirsute nettement plus court à égal à l'anthere; anthères oblongues à connectif longuement acuminé (0,8 mm env.), à





fentes de déhiscence courtes. Pistil long de 8-10 mm, velu sur les 3/4; ovaire présentant (4) 5 (6) côtes se prolongeant sur le style; (4) 5 (6) loges contenant chacune 8-10 ovules disposés en 2 séries longitudinales. — Pl. 5, 6-10.

Nous ne connaissons pas les capsules de cette espèce très rare; comme *S. lepida*, elle n'a été récoltée qu'une seule fois.

Proportionnellement au nombre des espèces antérieurement décrites, celui des espèces nouvelles paraît élevé; pourtant les découvertes ne devraient pas s'arrêter là. En effet, dans le matériel se rapportant au genre *Sloanea* il reste 2 échantillons (*Vieillard 2157* à feuilles réduites et *Beaumann-Baudenheim 10098*) que nous n'avons pu ranger parmi les 9 espèces connues. Trop incomplets, ces spécimens ne permettent ni une identification, ni une éventuelle description de nouveauté. Il faut attendre qu'un heureux hasard conduise les prospecteurs non seulement dans les zones où subsistent ces arbres mais encore à l'époque de leur floraison. Si quelques espèces constituent des peuplements faciles à reconnaître, la plupart croissent isolément et il est difficile de les repérer au milieu des essences particulièrement nombreuses des forêts denses primaires où se cantonnent les *Sloanea* (à l'exception de *S. montana*). Bien que ces forêts recouvrent encore des surfaces importantes sur les versants bien arrosés de la moitié orientale de l'île, leur accès pose souvent un problème et certaines restent inexplorées. Aux difficultés de prospection s'ajoute dans le cas de la plupart des *Elaeocarpaceæ* l'irrégularité des floraisons que ne se produisent pas chaque année; pour obtenir un fragment en fleurs ou en fruits, Mr. MACKEE suit parfois pendant des années un spécimen préalablement localisé.

#### BIBLIOGRAPHIE

- COODE, M. J. E., 1978. — A conspectus of *Elaeocarpaceæ* in Papuasia, *Brunonia* 1 (2) : 262-285.  
LABILLARDIÈRE, J. J. H., 1800. — *Relation du voyage à la recherche de la Pérouse*, vol. 2 : 235-236, tab. 41.  
PLANCHON, M. J. E., 1854. — Affinités et synonymie de quelques genres nouveaux ou peu connus, *Ann. Sci. Nat.* 4 (2) : 260.  
SCHLECHTER, R., 1917. — Die *Elaeocarpaceen* Papuasiens, *Bot. Jahrb.* 54 : 146-155.  
SCHUMANN, K., 1890. — *Elaeocarpaceæ*, in *Nat. Pflanzenfam.* 3 (6) : 7.  
SMITH, A. C., 1944. — Studies of Papuanian plants, VI, *Journ. Arn. Arb.* 25 (3) : 272-298.  
SMITH, C. E., 1954. — The new world species of *Sloanea* (*Elaeocarpaceæ*), *Contr. Gray Herb. of Harvard University* 175 : 1-114.

## ÉTUDE HISTOLOGIQUE DES CHLORIDEÆ : II

CH. VIGNAL

VIGNAL, Ch. — 30.05.1980. Étude histologique des Chlorideæ : II, *Adansonia*, ser. 2, 20 (1) : 107-140. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Dans cette 2<sup>e</sup> étude consacrée à l'épiderme des *Chlorideæ* sont examinées 7 espèces des principaux genres de cette tribu : *Tetrapogon* Desf., *Cynodon* Rich., *Enteropogon* Nees, *Schnefeldia* Kunth et *Microchloa* R. Br. (le genre *Chloris* Sw. a fait l'objet d'une précédente note). Une étude anatomique et un examen de l'épiderme ont été effectués pour chaque espèce. Des dermogrammes résument ces résultats et permettent de dégager les caractères de tribu, de genre, d'espèce ainsi que les affinités existant entre certaines espèces.

ABSTRACT: In this second work 7 *Chlorideæ* species epiderms are studied: *Tetrapogon* Desf., *Cynodon* Rich., *Enteropogon* Nees, *Schnefeldia* Kunth and *Microchloa* R. Br. genera. (The *Chloris* Sw. genera has been studied in a precedend work). For each specimen a whole examination has been effected (anatomy and epiderm). Dermograms summarize these results and allow to clear up tribe, genera and species characters as well as affinities between some species.

Ch. Vignal, Laboratoire de Botanique, Université de Provence, Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3.

### ÉTUDE DU GENRE TETRAPOGON DESF.

Très voisin des *Chloris* Sw., mais avec des caractères originaux, ce genre renferme 4 espèces (jusqu'à 8 selon les auteurs) localisées dans les régions tropicales et subtropicales de l'ancien monde.

Ces plantes forment des touffes annuelles ou pérennes dont les feuilles ont un limbe linéaire plat ou plié et une ligule membraneuse ciliée. L'inflorescence est constituée par un épi solitaire ou deux épis denses souvent velus. Les épillets ont 4-9(12) fleurs subsessiles, les inférieures fertiles, les supérieures stériles. Les glumes persistantes, généralement semblables, ovales lancéolées, membraneuses sont uninerviées et parfois terminées par une courte arête.

Les fleurs inférieures 1-5(7) sont hermaphrodites. La lemma, coriace, comprimée latéralement, carénée, ciliée sur les nervures et la carène, porte une arête subterminale; le callus est arrondi et cilié. La palea, plus membraneuse, est ciliée sur les carènes.

Les fleurs supérieures stériles, (1)2-4(6), sont réduites à une lemma scarieuse généralement aristée.

Le grain oblong, ovale, a un péricarpe libre.

Nous avons examiné deux espèces de *Tetrapogon*: *T. villosus* Desf. (encore connu sous le nom de *Chloris villosa* (Desf.) Pers.), provenant

d'Abyssinie, et *T. cenchriformis* (A. Rich.) W.D. Clayton récolté au Sudan<sup>1</sup> (encore nommé *T. spathaceus* (Hochst. ex Steud.) Hack. ex Dur. & Schinz).

Au sujet de ces deux espèces, il faut remarquer que seule la structure du limbe de *T. villosus* a été étudiée par SABNIS (1921); elle « est imparfaitement connue mais panicôide » (METCALFE, 1960).

## A. — ANATOMIE

### 1. CHAUME (Pl. 1, 1,2).

Ce chaume plein, de taille réduite, montre chez les deux espèces une structure de type chloridoïde. Les faisceaux du cercle interne sont libres dans le parenchyme fondamental, tandis que ceux des cercles moyen et externe se rattachent à un anneau sclérifié périphérique. Les faisceaux externes, dits « corticaux », sont entourés par une gaine interne sclérifiée (G.i.) reliée à un pilier scléreux chez *T. cenchriformis*, et une gaine externe de grosses cellules parenchymateuses (G.e.) autour de laquelle se dispose radialement une assise de chlorenchyme (Chl.r.).

### 2. LIMBE (Pl. 2, 1,2).

En section, il forme une grande lame plane avec une nervure médiane peu apparente chez *T. cenchriformis*, pliée avec une carène saillante chez *T. villosus*. Cette carène inclut un faisceau médian de 1<sup>er</sup> ordre et de part et d'autre 3 faisceaux moins différenciés recouverts par du parenchyme du côté supérieur.

La structure anatomique des faisceaux est analogue dans les deux espèces :

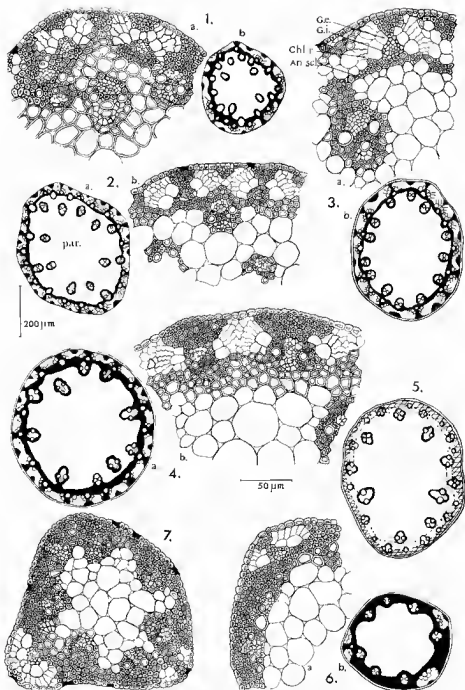
— Faisceaux de 1<sup>er</sup> ordre avec une double gaine, l'interne sclérifiée (G.i.) reliée au pilier scléreux inférieur, l'externe à grosses cellules parenchymateuses (G.e.) encerclées par du chlorenchyme radial (Chl.r.).

— Faisceaux de 2<sup>e</sup> ordre avec une gaine interne peu différenciée.

De grosses cellules bulliformes en éventail séparent ces faisceaux entre eux sur la face supérieure; leur cellule médiane très développée, particulièrement chez *T. cenchriformis*, arrive à occuper plus de la moitié de l'épaisseur du limbe et se prolonge vers la face inférieure par des cellules claires. De plus les deux épidermes apparaissent très papilleux.

Ce limbe possède donc une structure de type chloridoïde.

1. Les échantillons originaires du Sudan proviennent de la mission C.N.R.S. du P<sup>r</sup> QUÉZEL (Flore et Végétation des plateaux du Dar'ur nord occidental et du Jebel Gourgeil, 1969) et ont été aimablement mis à notre disposition par P. BOURREIL.



Pl. 1. — Anatomie du chaume : 1 : *Tetrapogon villosus*; 2 : *Tetrapogon spathaceus*; 3 : *Cynodon dactylon*; 4 : *Enteropogon macrostachyus*; 5 : *Schenefeldia gracilis*; 6 : *Microchloa kunthii*; 7 : *Microchloa indica*.

### 3. GAINE.

Elle est largement enroulée (surtout chez *T. cenchrifomis*), sans carène apparente et contient une succession de faisceaux de 1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> ordre localisés sur la face inférieure et appuyés sur de larges piliers sclérifiés. Ces faisceaux ont une constitution analogue à ceux du limbe (soit G.e., G.i. et Chl.r.) donc chloridoïde; ils sont recouverts par une épaisse couche de parenchyme.

## B. — L'ÉPIDERME

### I. FEUILLE TERMINALE : FACE EXTERNE

#### 1. GAINE (Pl. 3, 1, 2, 6).

Elle porte, sur toute sa hauteur en ce qui concerne *T. cenchrifomis* et jusqu'au 2/3 chez *T. villosus*, un épiderme uniforme différencié silico-subéreux (donc sur et entre les nervures) qui comprend :

- des colonnes silico-subéreuses, avec des cellules siliceuses en hache bipenne  $S_2$  sur les nervures : donc  $S_2Zl_{3n}$ ;
- des colonnes silico-subéreuses entre les nervures contenant :
  - des couples silico-subéreux nombreux dont les cellules siliceuses sont en forme de croissant aplati  $S'_3$  et  $S_3$ ;
  - des cellules longues engrenées  $l_3$ ;
  - des stomates X, d'aspect losangique, abondants  $IX/II_3$ , disposés sur 2 files latérales;
  - des poils bicellulaires, à cellule apicale arrondie  $B_3$ , sur une file centrale :  $1B_3/7$  à  $10 l_3$ .

Cet épiderme, très proche chez ces 2 *Tetrapogon*, peut se résumer par la formule générale suivante :

$$-S_2Zl_{3n} - S'_3Zl_3XB_3 - S_2Zl_{3n} - \dots$$

Les bords membraneux, formés par des éléments  $Zl_{3b}$ , sont glabres chez *T. cenchrifomis* et portent des aiguillons  $P_2$  et des poils bicellulaires  $B_2$  chez *T. villosus* (Pl. 3, 2).

Vers le sommet de la gaine, les cellules longues situées entre les nervures commencent à s'orner d'une papille  $L_3$ . De plus, chez *T. villosus* les cellules siliceuses disparaissent progressivement, la structure de l'épiderme devient donc plus carénale et, au sommet, les bords s'élargissent en oreillettes charnues recouvertes par un épiderme irrégulier  $Zl_{3t}$  au milieu duquel s'insèrent 5 ou 6 longs poils P.

## 2. LIMBE (Pl. 3, 3, 7).

Les deux espèces présentent sur toute la face externe du limbe une composition identique de l'épiderme qui est de structure carénale (seule différence, la taille plus réduite des cellules chez *T. cenchrifomis*) :

— Sur les nervures, les colonnes sont semblables à celles de la gaine,  $S_2Zl_{3n}$ ;

— Entre les nervures (formule  $ZL_3XB_3$ ) :

- il n'existe aucune cellule siliceuse;
- les cellules subéreuses persistent en grande abondance, mais contrairement à ce que nous avons observé chez *Chloris* elles n'ont jamais de papille;
- les cellules longues ont toutes une papille apicale  $L_3$ , grosse et bulleuse chez *T. villosus*, plus réduite chez *T. cenchrifomis*.

Cet épiderme peut se résumer par la formule suivante :

$$— S_2Zl_{3n} — ZL_3XB_3 — S_2Zl_{3n} — \dots$$

Les bords membraneux du limbe ainsi que la nervure médiane, spécialement chez *T. villosus* portent de nombreux aiguillons  $P_2$ .

### — FACE INTERNE

#### 1. GAINE.

Son épiderme est de structure homogène  $ol_2$  avec des stomates  $X$ ; elle est surmontée par une très courte ligule membraneuse, de type  $ol_4$ , hérissée de quelques poils  $P$  (Pl. 3, 4).

## 2. LIMBE (Pl. 3, 5, 8).

Il présente une structure carénale voisine de celle de la face externe, mais des aiguillons  $P_2$  s'intercalent sur les nervures. Entre ces nervures il faut remarquer : l'absence de cellules subéreuses, la présence de papilles sur les cellules longues et d'une colonne médiane de cellules bulliformes.

La formule générale est donc :

$$— S_2Zl_{3n}P_2 — L_3XB_3 — C — L_3XB_3 — S_2Zl_{3n} — \dots$$

*T. villosus* possède en outre un trichome très fourni : nombreux aiguillons  $P_2$  sur les nervures, et entre les nervures des aiguillons plus souples  $P_2$  dont l'extrémité est dirigée vers les cellules bulliformes. Enfin, les poils bicellulaires sur cette face du limbe sont de grande taille avec une cellule basale plus développée que la supérieure donc de type  $B_2$ .

Pour *T. villosus*, la formule modifiée est la suivante :

$$- S_2Zl_{3n}P_2 - L_3XB_2P_2 - C - L_3XB_2P_2 - S_2Zl_{3n}P_2 - \dots$$

## II. L'APPAREIL REPRODUCTEUR

### 1. GLUMES.

De grande taille, plus ou moins lancéolées, membraneuses, elles possèdent à la face dorsale un épiderme silico-subéreux, étendu sur les glumes supérieures, plus localisé sur les glumes inférieures (Pl. 7). Les cellules siliceuses, très denses et de type  $S_2$  sur la nervure médiane, sont latéralement rares, petites et moins caractéristiques.

Les bords membraneux, avec un épiderme  $ol_{2b}$ , sont glabres alors que toute la région dorsale porte des poils bicellulaires  $B_2$ .

La glume supérieure de *T. cenchriformis* est pourvue d'une carène saillante garnie de gros aiguillons  $P_2$  et longée latéralement par une colonne peu différenciée  $ol_3$  incluant une file de stomates X.

Nous pouvons donc déduire les formules suivantes :

$$ol_{2b} - SZl_3B_2 - \underbrace{ol_3X - S_2Zl_{3n}P_2 - ol_3X}_{\text{carène médiane}} - SZl_3B_2 - ol_{2b} \quad \text{pour } T. \text{ cenchriformis},$$

$$ol_{2b} - S_2Zl_3B_2X - S_2Zl_{3n} - S_2Zl_3B_2X - ol_{2b} \quad \text{pour } T. \text{ villosus}.$$

2. GLUMELLES DES FLEURS FERTILES ( $F_1$  CHEZ LES 2 ESPÈCES;  $F_2$ ,  $F_3$  ET  $F_4$  CHEZ *T. cenchriformis*).

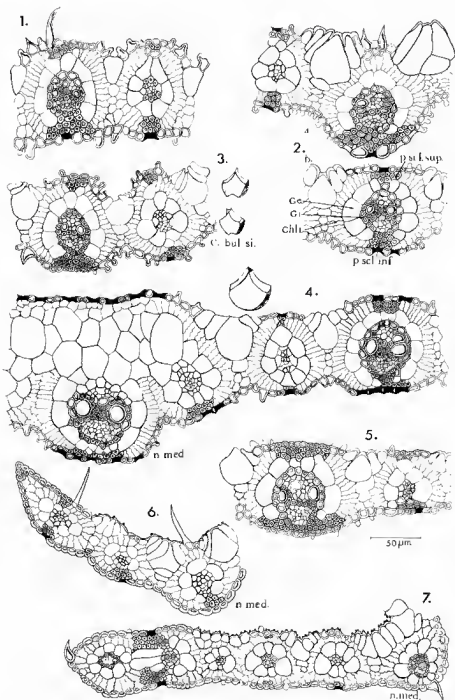
Elles comprennent : une lemma de forme variée et une palea bicarénée toujours de même forme.

#### a) Lemma.

Elles sont coriaces, pubescentes, avec une arête subterminale et de formes variées suivant les fleurs comme le montrent les différents dermogrammes (Pl. 7). L'ensemble de la face dorsale, excepté les bords membraneux, est recouvert par le même épiderme très caractéristique que nous avons décrit chez *Chloris*. Celui-ci est constitué par l'alternance de cellules longues très engrenées, dont l'apex est saillant  $L_3$ , avec des cellules subéreuses réniformes  $Z$ , très bulleuses.

Ces bractées portent de longs poils soyeux insérés, en général, selon des lignes plus ou moins continues près des marges, et sur la carène médiane au voisinage de l'arête.





Pl. 2. — Anatomie du limbe : 1 : *Tetrapogon villosus*; 2 : *Tetrapogon spathaceus* : a, nervure médiane, b, nervure secondaire; 3 : *Cynodon dactylon*; 4 : *Enteropogon macrostachyus*; 5 : *Schenefeldia gracilis*; 6 : *Microchloa kunthii*, 1/2 limbe; 7 : *Microchloa indica*, 1/2 limbe.

Le trichome très dense comprend, en outre, des poils bicellulaires localisés dans la moitié supérieure et les marges ainsi que des aiguillons  $P_2$  vers le sommet et sur l'arête terminale.

b) *Palea*.

Bicarénées, toutes semblables (Pl. 7), plus hyalines, elles offrent une plage  $ZL_3$  limitée, le reste de l'épiderme étant peu différencié de type  $ol_2$  ou  $ol_3$ . Les éléments exodermiques y sont divers : poils bicellulaires  $B_2$ , aiguillons courts  $P_1$ , aiguillons  $P_2$  et poils  $P$  plus ou moins longs, situés sur le dos et les deux carènes latérales ailées.

3. GLUMELLES DES FLEURS STÉRILES ( $F_2$ ,  $F_3$ ,  $F_4$  CHEZ *T. villosus*;  $F_5$ ,  $F_6$ ,  $F_7$  ET  $F_8$  CHEZ *T. cenchroidiformis*).

Elles sont représentées uniquement par la lemma qui a une forme parfaitement définie et un épiderme différencié  $ZL_3$  identique à celui de la lemma des fleurs fertiles. La seule variation que nous ayons observée est une régression progressive dans l'inflorescence des cellules exodermiques, en particulier la disparition totale des poils chez  $F_7$  et  $F_8$ .

#### ÉTUDE DU GENRE ENTEROPOGON NEES

Ce sont des herbes vivaces, fines, dures, cespitueuses avec des feuilles rubanées et convolutées et une ligule représentée par une marge ciliée. L'inflorescence est formée par de longs épis terminaux solitaires ou rarement par 2, unilatéraux, grêles souvent arqués. Les épillets ont 2-3 fleurs, comprimées dorsalement, saillantes des glumes. Ces glumes lancéolées, membraneuses, uninerviées, se terminent par un mucron; la glume inférieure est longue de 3-3,5 mm, la supérieure de 5,5-7,5 mm.

La fleur inférieure hermaphrodite a une lemma coriace, elliptique, lancéolée, dont le sommet, brièvement bifide, porte une arête subterminale; la palea est bicarénée.

La fleur du milieu (quand elle est présente) est mâle ou hermaphrodite et semblable à la fleur 1, mais en plus réduite.

La fleur 3 est petite et stérile.

Il existe 5 ou 6 espèces d'*Enteropogon* en Afrique tropicale et en Asie tropicale, 1 en Chine. Ce genre est surtout très connu en Afrique orientale, de l'Abyssinie au Tanganyka et en Angola; il n'est représenté en Afrique occidentale que par *E. macrostachyus* (A. Rich.) Benth. Nous avons examiné des échantillons de cette espèce provenant du Sudan. Actuellement on ne possède à notre connaissance aucune donnée anatomique ou histologique concernant les *Enteropogon* Nees.

## A. — ANATOMIE

### 1. CHAUME (Pl. 1, 4).

Ce chaume plein, de petite taille, montre une structure identique à celle décrite précédemment chez *Tetrapogon* ; il a donc une structure nettement chloridoïde avec des faisceaux « corticaux » à gaine interne (G.i.), gaine externe (G.e.) formée de quelques cellules et du chlorenchyme rayonnant disposé en éventail entre les piliers sclérifiés.

### 2. LIMBE (Pl. 2, 4).

Il se présente sous la forme d'une grande lame rubanée au milieu de laquelle la nervure médiane est peu apparente.

Les faisceaux de 1<sup>er</sup> ordre ont un aspect classique avec : gaine interne sclérifiée (G.i.) en relation avec le pilier sclérifié inférieur; gaine externe à grosses cellules (G.e.); assise de chlorenchyme rayonnant (Chl.r.); pilier sclérifié supérieur développé; cellules bulliformes en éventail occupant la moitié de l'épaisseur du limbe (comme chez certains *Chloris* ces cellules peuvent se silicifier).

Les faisceaux de 2<sup>e</sup> ordre ont une gaine externe développée et des piliers scléreux réduits à quelques cellules.

### 3. GAINE.

Très largement enroulée, elle présente en coupe transversale, un grand nombre de faisceaux appuyés sur de larges piliers sclérifiés. Ces faisceaux ont une gaine interne sclérifiée en relation avec un pilier scléreux, une gaine externe de grandes cellules en relation avec des éléments parenchymateux de grande dimension qui recouvrent la face supérieure. De part et d'autre de ces faisceaux il existe quelques cellules de chlorenchyme radial.

## B. — L'ÉPIDERME

### I. FEUILLE TERMINALE : FACE EXTERNE

#### 1. GAINE (Pl. 4, 1).

L'épiderme forme sur toute la surface une zone silico-subéreuse différenciée composée :

— sur les nervures par des colonnes silico-subéreuses  $S_2Zl_{3n}$  avec des cellules siliceuses typiques en hache bipenne et des éléments subéreux courts relativement rares;

— entre les nervures par des colonnes silico-subéreuses  $S_3Zl_3$ , formées par l'alternance de couples silico-subéreux  $S_3Z$  et de cellules engrenées  $l_3$  au milieu desquelles s'intercalent des stomates X, sur 2 files latérales, et des poils bicellulaires  $B_2$ ; ces poils tout en ayant une cellule apicale arrondie prennent un aspect allongé.

Quelques rares aiguillons  $P_2$  sont disséminés à la surface de la gaine et sur les bords où l'épiderme est homogène,  $ol_{2b}$ .

Nous résumons cette structure par la formule suivante :

$$— S_2Zl_{3n} — S_3Zl_3XB_2 — S_2Zl_{3n}P_2 — \dots ol_{2b}$$

## 2. LIMBE (Pl. 4, 2).

La structure silico-subéreuse uniforme précédente fait place, à la surface du limbe, à une structure carénale; ceci est dû à la disparition totale des cellules siliceuses entre les nervures.

— Dans les colonnes entre nervures il existe :

- des cellules longues engrenées munies d'une grosse papille bulbeuse apicale  $L_3$ ;
- des cellules subéreuses avec une petite papille  $Z'$ ;
- des stomates X disposés sur 2 files latérales;
- des poils bicellulaires de forme allongée et relativement abondants, disposés sur une file médiane,  $1B_2/2$  ou  $3L_3$ .

— Les colonnes des nervures contiennent des cellules siliceuses  $S_2$  mais peu de cellules subéreuses.

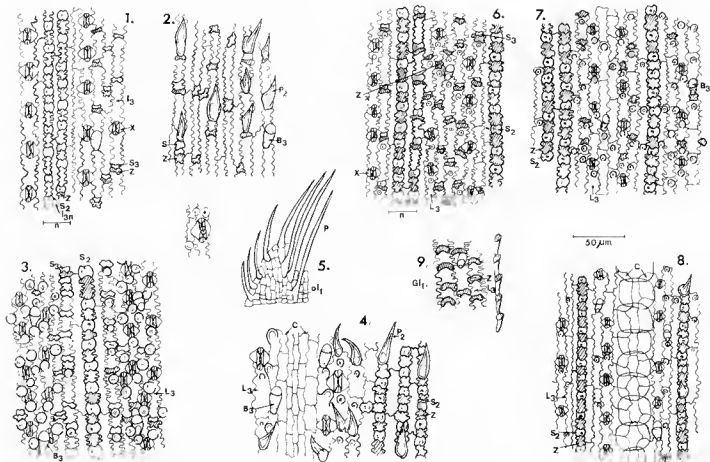
La formule suivante résume l'épiderme du limbe :

$$— S_2Zl_{3n}P_2 — L_3Z'XB_2 — S_2Zl_{3n}P_2 — \dots$$

## — FACE INTERNE

### 1. GAINE.

Elle possède un épiderme peu différencié  $ol_3$  avec des stomates X. Elle est surmontée par une ligule membraneuse de 1 mm environ au sommet de laquelle sont implantés des poils unicellulaires P de 0,5 mm.



Pl. 3. — Épiderme de *Tetrapogon villosus* : 1 : gaine, face externe; 2 : bord de la gaine, face externe; 3 : limbe, face externe; 4 : ligule; 5 : limbe, face interne. — Épiderme de *Tetrapogon cenchroides* : 6 : gaine, face externe; 7 : limbe, face externe; 8 : limbe, face interne; 9 : lemna (GL), face dorsale.

## 2. LIMBE (Pl. 4, 3).

L'épiderme de cette face a une structure carénale avec :

- des files cellulaires  $S_2Zl_{3n}P_2$  sur les nervures, les cellules siliceuses ayant des formes assez variables;
- des colonnes  $L_3XP_1B_2$  entre les nervures, sans aucune cellule subéreuse, mais avec quelques aiguillons  $P_1$ ,  $P_2$  et des cellules longues à papille;
- des files centrales de cellules bulliformes.

Ceci donne la formule :

$$- S_2Zl_{3n}P_2 - L_3XP_1B_2 - C - L_3XP_1B_2 - \dots$$

## II. L'APPAREIL REPRODUCTEUR

### 1. GLUMES.

Ces deux pièces membraneuses, aiguës, de taille différente ( $G_1 < G_2$ ), montrent sur toute la face dorsale un épiderme silico-subéreux uniforme contenant de nombreux aiguillons  $P_2$  et des poils bicellulaires  $B_2$ , excepté sur les nervures. Mais tandis que la densité des cellules siliceuses  $S_2$  et  $S_3$  est assez faible à la surface de la glume inférieure elle est très forte ( $1SZ/1l_3$ ) sur la glume supérieure. Une file de stomates longe la nervure médiane de chaque côté.

Les bords membraneux peu différenciés  $ol_2$  ont un rare trichome.

### 2. GLUMELLES DE LA FLEUR 1.

#### a) *Lemma* (Pl. 4, 4).

C'est une grande bractée scarieuse munie d'une arête subterminale; elle porte sur toute sa face dorsale l'épiderme caractéristique que nous avons décrit chez *Chloris* et *Tetrapogon*. Cet épiderme  $ZL_3$  est formé d'éléments cellulaires de grande taille et contient dans sa moitié supérieure de nombreux aiguillons  $P_2$  et des poils bicellulaires  $B_3$ .

Les 2 nervures latérales, proches des marges membraneuses, ainsi que l'arête, sont hérissées d'aiguillons  $P_2$ . Une touffe de poils  $P$  se situe au voisinage du callus, à la base des nervures latérales.

#### b) *Palea* (Pl. 4, 5).

Elle possède sur toute sa face externe un épiderme différencié  $ZL_3$  orné d'un abondant trichome : aiguillons courts  $P_1$ , plus longs  $P_2$ , très longs  $P$ , poils bicellulaires  $B_3$  et des aiguillons  $P_2$  situés sur les deux carènes ailées.

### 3. GLUMELLES DE LA FLEUR 2.

La lemma et la palea, parfaitement constituées, mais de taille inférieure à celle de la fleur fertile, ont une structure épidermique identique  $ZL_3$ ; seule différence, le trichome est moins dense.

### 4. GLUMELLES DE LA FLEUR 3.

Cette fleur est représentée par la seule lemma aristée dont l'épiderme est parfaitement différencié (du type  $ZL_3$ ), avec quelques aiguillons  $P_3$  et quelques poils  $B_3$ .

## ÉTUDE DU GENRE *CYNODON* RICH.

Ce sont des plantes pérennes, rhizomateuses ou stolonifères, souvent peu élevées qui forment des pelouses. Les feuilles ont un limbe linéaire, plat, souvent filiforme et une ligule membraneuse, ciliée du côté supérieur. L'inflorescence digitée est formée d'épis unilatéraux, naissant en deux ou plusieurs points, étroitement verticillés.

Les épillets, à peu près ovales, uniflores, avec ou sans extension du rachis (celui-ci donnant très rarement une fleur vestigiale), sont comprimés latéralement, imbriqués sur deux rangs et sans arête.

Les glumes subégales, uninerviées (rarement trinerviées) sont plus courtes que la fleur.

La lemma presque ovale, vue de côté, est ciliée sur la carène et souvent sur les nervures latérales, généralement glabre de côté ainsi que sur le callus.

Le caryopse est elliptique.

Il existe 8 espèces de *Cynodon*; elles poussent dans les régions tropicales et tempérées chaudes, mais plusieurs ne sont que des formes variétales. L'espèce la plus répandue est *Cynodon dactylon* (L.) Pers., espèce envahissante et nuisible dans les cultures, mais utile pour fixer les talus, faire des gazons et des pâturages à moutons.

## A. — ANATOMIE

### 1. CHAUME (Pl. 1, 3).

Ce chaume plein montre, en section transversale, plusieurs cercles de faisceaux disposés à la périphérie. Les petits faisceaux externes sont reliés d'une part à un anneau interne sclérifié et d'autre part grâce à leur

gaine sclérifiée (G.i.) à un petit pilier sclérifié; ils sont ensuite entourés par une gaine externe (G.e.) de quelques grosses cellules parenchymateuses et par du chlorenchyme rayonnant. Ces faisceaux sont séparés entre eux par des amas sous-épidermiques de fibres sclérifiées prolongées par quelques cellules de parenchyme.

## 2. LIMBE (Pl. 2, 3).

Ce limbe rubané, légèrement recourbé sur les bords, est formé par la succession de différents faisceaux, sans que la nervure médiane soit proéminente.

Les faisceaux de 1<sup>er</sup> ordre possèdent une gaine interne sclérifiée (G.i.) en relation avec le pilier sclérifié inférieur, une gaine externe parenchymateuse (G.e.) et une assise de chlorenchyme rayonnant.

Les faisceaux de 2<sup>e</sup> ordre ont leur gaine parenchymateuse, G.e., circulaire, très développée et les deux petits piliers sclérifiés réduits à quelques cellules.

L'épiderme papilleux contient, sur la face supérieure, d'énormes cellules bulliformes en éventail qui occupent la moitié de l'épaisseur du limbe; elles sont parfois munies de papilles et prolongées par des cellules claires. Fréquemment ces cellules bulliformes se silicifient comme nous l'avons déjà observé chez d'autres *Chloridæ*.

## 3. GAINE.

Légèrement enroulée, cette gaine renferme du côté inférieur un grand nombre de faisceaux disposés sur des piliers sclérifiés et entourés d'une double gaine (G.e. et G.i.) et de quelques cellules de chlorenchyme radial. Sa moitié supérieure est comblée par une couche de parenchyme.

## B. — L'ÉPIDERME

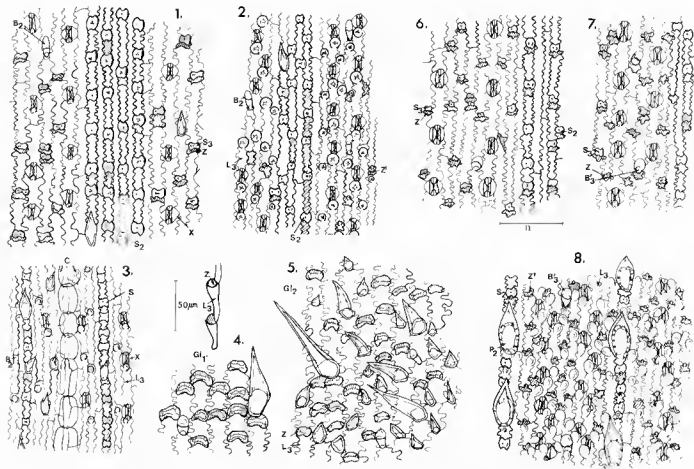
### I. FEUILLE TERMINALE : FACE EXTERNE

#### 1. GAINE (Pl. 4, 6).

L'épiderme a, sur cette face, une structure différenciée silico-subéreuse uniforme composée :

— sur les nervures, par des files silico-subéreuses  $S_2Zl_{3n}$ , où les cellules siliceuses sont en hache bipenne  $S_2$ ;





Pl. 4. — Épiderme d'*Enteropogon macrostachyus* : 1 : gaine, face externe; 2 : limbe, face externe; 3 : limbe, face interne; 4 : lemna (G<sub>1</sub>), face dorsale; 5 : palea (G<sub>2</sub>), zone dorsale. — Épiderme de *Cynodon dactylon* : 6 : base de la gaine, face externe; 7 : sommet de la gaine, face externe; 8 : limbe, face externe.

— entre les nervures, par des couples silico-subéreux relativement nombreux où les cellules siliceuses, petites, affectent des formes variées,  $S_3$ ,  $S'_3$ ,  $S$ ; des files de stomates  $X$  à cellules annexes arrondies; des poils bicellulaires  $B'_3$ , enfoncés dans l'épiderme, avec une cellule apicale très large.

Cette structure peut se résumer par la formule :

$$- S_2 Z'_{3n} - \begin{array}{c} S_3 \\ S'_3 Z'_3 X B_3 - S_2 Z'_{3n} - \dots \\ S \end{array}$$

Dans la région supérieure de la gaine (Pl. 4, 7), à la suite de la disparition entre les nervures de nombreuses cellules siliceuses, il ne reste que des cellules subéreuses et quelques couples silico-subéreux, donc :

$$- S_2 Z'_{3n} - (S) Z'_3 X B_3 - S_2 Z'_{3n} - \dots$$

Enfin, au niveau de la région de transition (entre la gaine et le limbe) les oreillettes charnues peu différenciées au point de vue épidermique portent sur les bords de longs poils  $P$ .

## 2. LIMBE (Pl. 4, 8).

Par disparition totale des cellules siliceuses entre les nervures la structure silico-subéreuse de la gaine s'est donc transformée sur le limbe en une structure carénale.

L'épiderme sur les nervures est identique à celui de la gaine, soit  $S_2 Z'_{3n}$ , ainsi qu'entre les nervures où il y a en outre apparition d'une papille apicale sur les cellules longues  $L_3$  et sur les cellules subéreuses  $Z'$ . Vers la moitié du limbe ces papilles grossissent, leur fréquence augmente, ce qui rend l'observation des poils bicellulaires  $B'_3$  très difficile, de plus elles s'orientent de manière à converger vers les stomates; des papilles apparaissent même sur certaines cellules des nervures ce qui est assez exceptionnel (Pl. 5, 1).

Enfin de longs poils soyeux  $P$  (Pl. 5, 3), dont la base étranglée est entourée par une rosette de cellules formées par les cellules  $l_3$  les plus proches, sont implantés sur une file médiane située entre les nervures tout le long du limbe et même dès le sommet de la gaine. Nous pouvons également observer sur les nervures de très gros aiguillons  $P_2$  dont la base paraît canaliculée.

Nous symbolisons cette structure par la formule :

$$- S_2 Z' L_{3n} P_2 - Z' L_3 X B_3 P_c - S_2 Z' L_{3n} P_2 - \dots$$

## — FACE INTERNE

### 1. GAINE.

Comme chez les autres Chloridées, l'épiderme est homogène peu différencié,  $ol_3$ , avec des stomates. La ligule formée par une courte membrane porte des poils unicellulaires (P) et multicellulaires (M) avec un nombre d'articles réduit.

### 2. LIMBE (Pl. 5, 2).

Ce limbe a une structure carénale analogue à celle de la face externe soit, sur les nervures un épiderme silico-subéreux  $S_2Z'l_{3n}$  et  $S_2Z'L_{3n}$  et entre les nervures des colonnes  $L_3XB'_3$  (où les cellules subéreuses  $Z'$  sont rares) disposées de part et d'autre de cellules bulliformes dont les cellules latérales portent des papilles; la formule est donc :

$$\rightarrow S_2Z'L_{3n}P_2 - L_3(Z')XB'_3 - C_pC - C_p - L_3(Z')XB'_3 - S_2Z'L_3P_2 - \dots$$

## II. L'APPAREIL REPRODUCTEUR

### 1. GLUMES.

Elles sont toutes deux uniformément recouvertes par un épiderme silico-subéreux, les cellules siliceuses étant en hache bipenne  $S_2$  sur la nervure et plus aplaties en croissant  $S'_3$  sur les parties latérales. Des poils bicellulaires  $B'_3$  et des stomates sont situés de part et d'autre de la nervure médiane qu'ornent des aiguillons  $P_2$ , surtout sur la glume supérieure.

### 2. GLUMELLES DE LA FLEUR 1.

#### a) *Lemma* (Pl. 5, 4).

Elle est scarieuse, avec trois nervures saillantes, une médiane et deux latérales garnies de nombreux poils : poils bicellulaires  $B_3$  et longs poils unicellulaires dont l'extrémité apicale élargie est terminée par une courte pointe. L'épiderme très engrené ( $ZL_3$ ) déjà décrit chez les *Chloridæ* (*Chloris*, *Tetrapogon* et *Enteropogon*) occupe toute la face dorsale; il possède vers le sommet des aiguillons  $P_1$  et  $P_2$  ainsi que des poils bicellulaires  $B_3$ .

#### b) *Palea*.

Cette bractée bicarénée, plus membraneuse que la précédente, montre deux carènes garnies d'aiguillons  $P_2$  et dans la région dorsale un épiderme

différencié ( $ZL_3B'_3$ ) proche de celui de la lemma. L'apex très denté porte un abondant trichome :  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $B_3$  et les bords membraneux sont peu différenciés :  $ol_2$ .

#### ÉTUDE DU GENRE *SCHÖNEFELDIA* KUNTH

Ce sont des plantes annuelles ou pérennes dont le limbe est étroitement linéaire, la ligule réduite à une rangée de poils, l'inflorescence composée d'épis flexueux unisériés soit solitaires, soit par paires, soit digités.

Les épillets uniflores, avec ou sans un vestige de 2<sup>e</sup> fleur sont fortement comprimés latéralement, sessiles, bisériés sur une face du rachis.

Les glumes, inégales, lancéolées, membraneuses, uninerviées et carénées, avec ou sans mucron terminal, sont plus longues que les fleurs et persistent sur le rachis.

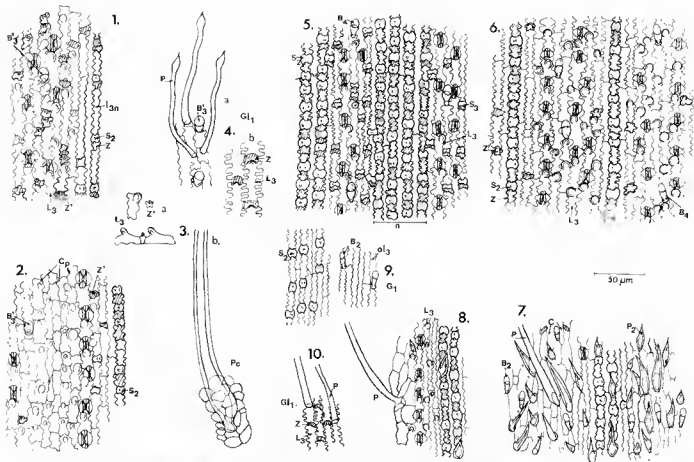
La fleur unique hermaphrodite, avec un callus barbu, a une lemma ovale, elliptique, cartilagineuse, ciliée, bifide au sommet avec une longue arête ciliée insérée dans le sinus. Elle est étroitement appliquée contre la palea qui est plus courte, bicarénée, membraneuse et glabre. Ces glumelles contiennent 2 à 3 étamines, un ovaire oblong avec 2 styles surmontés d'un stigmate plumeux. Le caryopse est fusiforme.

Ce genre est facilement reconnaissable grâce à ses racèmes pourvus de très belles arêtes plumeuses entrelacées. Il existe de 2 à 4 espèces en Afrique, à Madagascar et aux Indes; *Schönfeldia gracilis* Kunth est l'espèce la plus répandue et les autres espèces s'y rapportent plus ou moins. Nous avons examiné des échantillons de *S. gracilis* Kunth en provenance du Sudan. Actuellement, à notre connaissance, on ignore la structure histologique de ce genre; GROB (1896) a simplement signalé que l'épiderme a des cellules courtes sur les nervures et des poils bicellulaires.

#### A. — ANATOMIE

##### 1. CHAUME (Pl. 1, 5).

En section transversale on observe que du parenchyme comble toute la partie centrale ainsi que la zone sous-épidermique, région où il se sclérifie légèrement. Deux ou trois cercles de faisceaux fibro-vasculaires se situent à la périphérie, les cercles externes inclus dans un anneau sclérifié. La structure anatomique de ce chaume est donc plus simple que celle de la plupart des *Chlorideæ* que nous venons de décrire.



Pl. 5. — Épiderme de *Cynodon dactylon* : 1 : limbe, face externe; 2 : limbe, face interne; 3 : poils de la zone auriculaire et détail des cellules à papilles L<sub>3</sub> et Z'; 4 : lemma (Gl<sub>1</sub>) : a, poils, b, zone dorsale. — Épiderme de *Schoenefeldia gracilis* : 5 : gaine, face externe; 6 : limbe, face externe; 7 : limbe, face interne, au voisinage de la ligule; 8 : limbe, face interne; 9 : glume inférieure; 10 : lemma (Gl<sub>1</sub>), face dorsale.

## 2. LIMBE (Pl. 2, 5).

C'est une lame aplatie constituée par une succession de faisceaux libéro-ligneux au milieu desquels la nervure médiane, peu proéminente, est recouverte sur la face supérieure par de grosses cellules de parenchyme.

Les faisceaux de 1<sup>er</sup> ordre ont une structure chloridoïde classique : éléments vasculaires entourés par une gaine interne sclérifiée (G.i.) reliée à un petit pilier inférieur, une gaine de grosses cellules parenchymateuses (G.e.) et du chlorenchyme rayonnant.

Les faisceaux de 2<sup>e</sup> ordre ont une gaine externe circulaire très développée.

Sur la face supérieure il y a des petits piliers sclérifiés face aux faisceaux et entre ceux-ci des cellules bulliformes en éventail, fréquemment silicifiées comme nous l'avons observé chez d'autres Chloridées. Ces cellules bulliformes occupent la moitié de l'épaisseur du limbe et sont prolongées par des cellules claires.

## 3. GAINE.

Elle est arrondie, très enroulée sur elle-même, sans carène apparente. Elle contient une série de faisceaux appuyés du côté inférieur sur de larges piliers sclérifiés qui alternent avec des amas sclérifiés situés au contact de l'épiderme inférieur. Les différents faisceaux possèdent une gaine interne sclérifiée (G.i.), une gaine externe (G.e.) ainsi que quelques cellules de chlorenchyme rayonnant. Toute la face supérieure est occupée par une épaisse couche de parenchyme creusée de lacunes disposées en alternance avec les faisceaux.

## B. — L'ÉPIDERME

### I. FEUILLE TERMINALE : FACE EXTERNE

#### 1. GAINE (Pl. 5, 5).

L'épiderme forme une vaste plage uniforme, différenciée, silico-subéreuse constituée :

— sur les nervures par des colonnes silico-subéreuses  $S_2Zl_{3n}$  d'importance variable, où les cellules siliceuses, très abondantes, sont en hache bipenne  $S_2$ ;

— entre les nervures par des colonnes composées : de nombreux couples silico-subéreux avec des cellules siliceuses aplaties en croissant

$S_3$  et  $S'_3$ ; de cellules longues engrenées  $I_3$  s'ornant parfois d'une papille apicale  $L_3$ ; de stomates X localisés sur 2 files ( $IX/I_3$ ); de poils bicellulaires à cellule apicale arrondie  $B_3$ , plus réduite  $B_4$ , situés sur une file médiane.

Les bords de la gaine, moins différenciés  $ol_3$ , portent de nombreux aiguillons  $P_2$ .

Nous pouvons symboliser cette structure de la manière suivante :

$$- S_2Zl_{3n} - \left| \begin{array}{c} S_3 \\ Zl_3(L_3)X \\ S'_3 \end{array} \right| \begin{array}{c} B_3 \\ B_4 \end{array} - S_2Zl_{3n} - \dots$$

## 2. LIMBE (Pl. 5, 6).

A ce niveau, la structure silico-subéreuse uniforme fait place à une structure carénale par disparition entre les nervures des couples silico-subéreux et surtout des cellules siliceuses. Cet épiderme se compose :

— de files (2-6) silico-subéreuses  $S_2Zl_{3n}$  sur les nervures avec de nombreuses cellules siliceuses typiques  $S_2$ ;

— de colonnes entre les nervures formées par :

- des cellules longues engrenées portant une grosse papille bulleuse  $L_3$ ;
- de rares cellules subéreuses à papille  $Z'$ ;
- des stomates X, d'aspect losangique, situés sur 2 ou 3 files ( $IX/I$  à  $2 L_3$ );
- des poils bicellulaires  $B_3$  sur une file médiane ( $1 B_3/2$  à  $3 L_3$ ).

Il faut remarquer que cette face du limbe est glabre.

La formule sera :

$$- S_2Zl_{3n} - L_3Z'XB_3 - S_2Zl_{3n} - \dots$$

## — FACE INTERNE

### 1. GAINE.

Elle est entièrement recouverte par un épiderme homogène très peu différencié,  $ol_2$ , contenant des stomates X. La ligule formée par une courte membrane de 0,5 mm environ est hérissée de poils unicellulaires P.

## 2. LIMBE.

Sur cette face, l'épiderme, de structure carénale, est très pubescent, particulièrement au voisinage de la ligule où l'on observe sur et surtout entre les nervures de très nombreux aiguillons  $P_2$  plus ou moins allongés ainsi que des poils  $P$  (Pl. 5, 7). Plus haut cette pilosité devient moins forte mais de longs poils  $P$  dont la base est enserrée par une rosette de cellules persistent vers les cellules bulliformes (Pl. 5, 8). A ce niveau il existe :

— sur les nervures, des files silico-subéreuses avec des aiguillons  $P_2$  et des cellules siliceuses caractéristiques  $S_2$ ;

— entre les nervures, des cellules  $I_3$  avec une petite papille =  $L_3$ ; des files de stomates  $X$ ; des poils bicellulaires  $B_3$  ou plus allongés  $B_2$ ; des aiguillons  $P_2$  et des poils  $P$ ; des cellules bulliformes au centre.

La formule générale sera la suivante :

$$-S_2Zl_{3n}P_2-L_3X\left|\begin{matrix}B_3\\B_2\end{matrix}\right.P_2P-C-L_3X\left|\begin{matrix}B_3\\B_2\end{matrix}\right.P_2P-S_2Zl_{3n}P_2-\dots$$

## II. L'APPAREIL REPRODUCTEUR

### 1. GLUMES.

a) *La glume inférieure*  $G_1$  (Pl. 5, 9), assez hyaline possède une structure épidermique dissymétrique : une moitié est peu différenciée de type  $ol_3$  avec quelques poils bicellulaires; l'autre moitié, contenant la nervure médiane hérissée d'aiguillons, est silico-subéreuse. Les cellules siliceuses en forme de hache bipenne  $S_2$  sont très abondantes; par contre les éléments exodermiques sont inexistant.

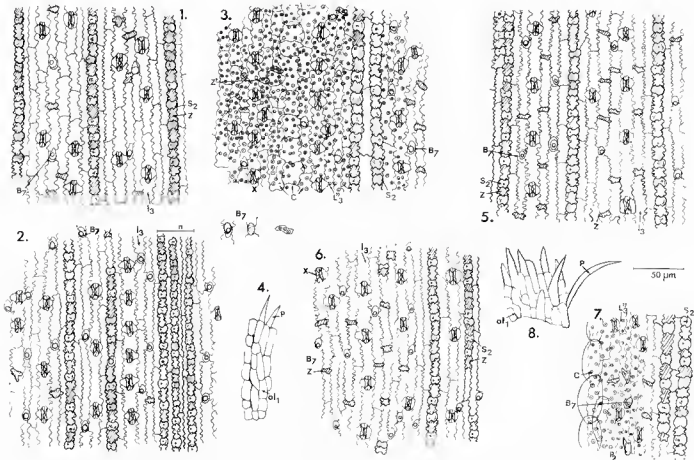
b) *La glume supérieure*  $G_2$  : contrairement à la précédente, toute la face dorsale, à l'exception de deux bandes longeant la carène médiane, est silico-subéreuse ( $S_2Zl_3$ ). La nervure centrale, hérissée d'aiguillons, est prolongée par deux bandes latérales moins différenciées  $ol_3$  contenant une file de stomates  $X$ . Les bords membraneux portent un épiderme  $ol_3$  avec quelques poils bicellulaires  $B_3$ .

### 2. GLUMELLES DE LA FLEUR FERTILE.

#### a) *Lemma* (Pl. 5, 10).

Toute cette pièce cartilagineuse est recouverte par l'épiderme de type  $ZL_3$  que nous avons décrit chez les autres *Chlorideæ* (*Chloris*, *Tetrapogon*, *Enteropogon*, *Cynodon*). Mais chez *S. gracilis* de longs poils  $P$  et





Pl. 6. — Épiderme de *Microchloa indica* : 1 : gainie, face externe; 2 : limbe, face externe; 3 : limbe, face interne; 4 : ligule. — Épiderme de *Microchloa kunthii* : 5 : gainie, face externe; 6 : limbe, face externe; 7 : limbe, face interne; 8 : ligule.

au sommet quelques aiguillons ainsi que quelques poils bicellulaires  $B_3$  s'intercalent au milieu de ces cellules  $ZL_3$  qui sont de petite taille. La base de cette glumelle proche du callus porte une touffe de soies  $P$ .

b) *Palea*.

Elle est hyaline et porte un épiderme homogène peu différencié  $ol_3$  avec des poils sur les deux ailes latérales et quelques poils bicellulaires au sommet.

ÉTUDE DU GENRE *MICROCHLOA* R. BR.

Ils forment de petites touffes annuelles ou pérennes avec des chaumes fins et résistants. Les feuilles, généralement étroites, raides, convolutées, ont une courte ligule formée par une membrane ciliée. Le chaume est terminé par un long épi grêle, incurvé, unilatéral, à rachis tenace, étroit, canaliculé sur la face spicifère, souvent enveloppé par la gaine de la feuille supérieure.

Les épillets uniflores, lancéolés, tordus sur eux-mêmes, non aristés, sont rangés dos à dos sur une seule ligne dans le creux du rachis.

Les glumes sont ovales, lancéolées, plus longues que la fleur, dissemblables, l'inférieure un peu plus courte, uninervée, carénée, la supérieure arrondie sur le dos.

La fleur hermaphrodite a une lemma hyaline, largement lancéolée, plus courte que les glumes, dans lesquelles elle est étroitement enfermée, trinervée, ciliée sur les marges et les nervures. La palea est bicarénée, les carènes indupliquées sur le dos. Elles renferment 2 lodicules membraneuses, 3 étamines, 1 ovaire glabre aux styles distincts.

Il existe 4 espèces tropicales ou subtropicales parmi lesquelles la plus répandue est *Microchloa indica* (L.) Pal. Beauv., petite plante annuelle des sols pauvres. Nous avons également examiné *Microchloa kunthii* Desv., très proche de la précédente mais pérenne, fréquemment connue sous le nom de *Microchloa abyssinica* Hochst. ex A. Rich. Les échantillons observés proviennent du Sudan. Sur le plan histologique, GUNZEL (1912) a étudié *M. indica*; il décrit l'anatomie du limbe et précise que l'épiderme renferme des cellules siliceuses  $S_3$ , des papilles et des poils bicellulaires. En 1954, HANZEN & POTZAL ont examiné *M. caffra* Nees, une autre espèce très voisine de *M. kunthii* Desv.

A. — ANATOMIE

1. CHAUME (Pl. 1, 6, 7).

La composition anatomique du chaume plein, de petite taille, est semblable chez les deux espèces. Les faisceaux libéro-ligneux sont inclus dans une vaste zone périphérique entièrement sclérifiée; seuls 2 ou 3 fais-

ceaux externes font exception; ils sont entourés par une double gaine : interne sclérifiée (G.i.) et externe à très grosses cellules (G.e.) ainsi que par du chlorenchyme rayonnant au contact de l'épiderme; ce sont les seuls points où la sclérification est interrompue.

## 2. LIMBE (Pl. 2, 6, 7).

Ce limbe, de dimension réduite, est semblable à un V largement ouvert, mais la nervure médiane de *M. indica* est complètement tapissée du côté supérieur par des cellules bulliformes.

Les faisceaux, peu nombreux et de petite taille, ont une gaine interne peu sclérifiée et une gaine externe circulaire parenchymateuse formée de cellules de grande taille. Ces faisceaux sont entourés par du chlorenchyme rayonnant interrompu du côté inférieur chez *M. kunthii* par de petits piliers de fibres sclérifiées. Au niveau de la nervure médiane, l'épiderme supérieur renferme des séries de cellules bulliformes de grandes dimensions prolongées par des cellules claires.

## 3. GAINE.

Enroulée chez *M. kunthii*, pliée chez *M. indica*, elle possède des faisceaux libéro-ligneux appuyés sur des piliers sclérifiés inférieurs. Comme dans les cas précédents ces faisceaux sont entourés par une double gaine et du chlorenchyme rayonnant. Enfin toute la moitié supérieure est tapissée par une couche de parenchyme.

# B. — L'ÉPIDERME

## I. FEUILLE TERMINALE : FACE EXTERNE

### 1. GAINE (Pl. 6, 1, 5).

Chez les deux espèces étudiées la gaine est recouverte dès la base par un épiderme de structure carénale très nette constitué :

— sur les nervures par des files silico-subéreuses (1-2-3)  $S_2Zl_{3n}$  où les très nombreuses cellules siliceuses sont en hache bipenne  $S_2$ ;

— entre les nervures par de larges colonnes moins différenciées contenant : des cellules longues simples  $l_3$ ; des cellules subéreuses simples  $Z$ , particulièrement abondantes chez *M. kunthii*; des stomates situés sur 1 ou 2 files avec des cellules annexes assez géométriques; des poils bicellulaires, avec une cellule basale enfoncée dans l'épiderme et une cellule apicale recourbée, assez proches de ceux que nous avons observés chez les *Eleusine* Gaertn. ( $B'_3 \rightarrow B_7$ ).

Les bords membraneux développés portent successivement en allant vers l'extérieur un épiderme  $Zl_3$ , puis  $ol_3$  et  $ol_2$ , donc en résumé :

$$ol_2 \text{ — } ol_3 B_7 \text{ — } Zl_3 B_7 \text{ — } Zl_3 X B_7 \text{ — } S_2 Zl_{3n} \text{ — } Zl_3 X B_7 \text{ — } \dots$$

## 2. LIMBE (Pl. 6, 2, 6).

L'épiderme que nous venons de décrire sur la gaine se retrouve identique sur toute la surface du limbe; seul le nombre de poils bicellulaires augmente.

Il faut remarquer que ces deux espèces sont glabres à l'exception de quelques rares aiguillons situés sur les bords et la nervure médiane de *M. indica*.

## — FACE INTERNE

### 1. GAINE.

La gaine, toujours peu différenciée au point de vue épidermique.  $ol_2 X$ , est surmontée par une courte ligule membraneuse ( $ol_{2s}$ ) avec quelques courts poils P au sommet (Pl. 6, 4, 8).

### 2. LIMBE (Pl. 6, 3, 7).

L'épiderme a, contrairement à ce que nous avons observé chez les autres genres, un aspect beaucoup plus complexe sur cette face que sur la face externe; en effet, si sa structure est toujours carénale avec des files silico-subéreuses  $S_2 Z$  sur les nervures, les cellules situées entre les nervures portent de multiples verrues particulièrement abondantes chez *M. indica*.

Les colonnes entre les nervures comprennent :

- des cellules longues à verrues  $L''_3$  chez les deux espèces;
- de rares cellules subéreuses Z, avec des verrues  $Z''$  chez *M. indica*;
- des files de stomates X;
- des poils bicellulaires  $B_7$ , très abondants chez *M. indica*;
- des cellules bulliformes à verrues  $C_v$ .

La formule du limbe, face interne, sera donc :

$$\text{— } S_2 Zl_{3n} \text{ — } L''_3 Z X B_7 \text{ — } C_v \text{ — } L''_3 Z X B_7 \text{ — } S_2 Zl_{3n} \text{ — } \dots$$

Quelques aiguillons de différentes longueurs peuvent être présents sur et entre les nervures surtout chez *M. kunthii*.

## II. L'APPAREIL REPRODUCTEUR

### 1. GLUMES.

Ces glumes, bien que légèrement différentes morphologiquement ont toutes deux une structure épidermique semblable; leur zone dorsale est entièrement recouverte par un épiderme silico-subéreux  $S_2Zl_3$ . Les cellules siliceuses en hache bipenne  $S_2$ , sont particulièrement abondantes sur la glume supérieure de *M. kunthii* et les deux glumes de *M. indica* (1S/1Z). La nervure médiane également silico-subéreuse est longée par deux petites colonnes épidermiques  $ol_3X$  peu différenciées comme le sont également les bords membraneux ( $ol_3$  et  $ol_{2v}$ ).

Il existe en outre sur ces bractées de nombreux poils bicellulaires ressemblant à ceux du limbe et quelques rares aiguillons  $P_2$  (1 ou 2) situés vers l'apex.

### 2. GLUMELLES.

a) *La lemma*, assez membraneuse, montre un épiderme homogène très peu différencié et voisin chez les deux espèces. Il est entièrement composé de cellules longues  $l_3$  auxquelles s'adjoignent sur les trois nervures des éléments exodermiques, extrêmement denses chez *M. indica*; il s'agit de poils soyeux  $P$  étroitement imbriqués avec des aiguillons courts, larges, non silicifiés qui prennent l'aspect d'une petite bulle. Nous n'avons observé aucun poil bicellulaire sur ces lemmes.

b) *La palea*, très hyaline est recouverte par un épiderme peu différencié  $ol_3$  avec des poils  $P$  sur les deux carènes latérales et des poils bicellulaires au milieu de la zone dorsale.

Il faut remarquer que contrairement aux autres *Chlorideæ*, ces *Microchloa* ont un épiderme très peu différencié sur les glumelles.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous pouvons dégager de l'exposé précédent les principaux caractères suivants :

### 1. CARACTÈRES ANATOMIQUES.

#### a) *Feuille*.

Comme le montre la Pl. 2, tous les taxons ont un limbe avec une structure Chloridoïde analogue à celle que nous avons décrite chez les *Chloris*; une variation s'observe chez les 2 *Microchloa* (Pl. 2, 6,7) qui,

avec leurs feuilles réduites, possèdent des f.l.l. de 1<sup>er</sup> ordre moins différenciés, situés uniquement au niveau de la nervure médiane.

De plus, suivant les espèces, il existe des différences mineures dues à la taille et à la forme des feuilles ou des cellules.

La structure histologique de la gaine, avec une épaisse couche de parenchyme qui recouvre les faisceaux, est plus simple que celle du limbe, mais chloridoïde.

b) *Chaume* (Pl. 1).

Dans les taxons étudiés comme dans la majorité des *Chloris* et des *Chloridæ* (AUQUIER & SOMMERS, 1967), le chaume est plein et son type anatomique est Chloridoïde; les 2 *Microchloa* (Pl. 1, 6, 7) se distinguent par une abondante sclérification et une réduction du nombre des « faisceaux corticaux », phénomène que l'on peut considérer comme une adaptation au xérophytisme.

*Schnefeldia gracilis* fait exception car son chaume possède une épaisse couche de sclérenchyme sous-épidermique et aucun « faisceau cortical ».

2. COMPOSITION DE L'ÉPIDERME.

Contrairement à ce que nous avons vu chez les *Chloris* où la forme et la répartition des cellules étaient stables, elles varient dans les autres genres.

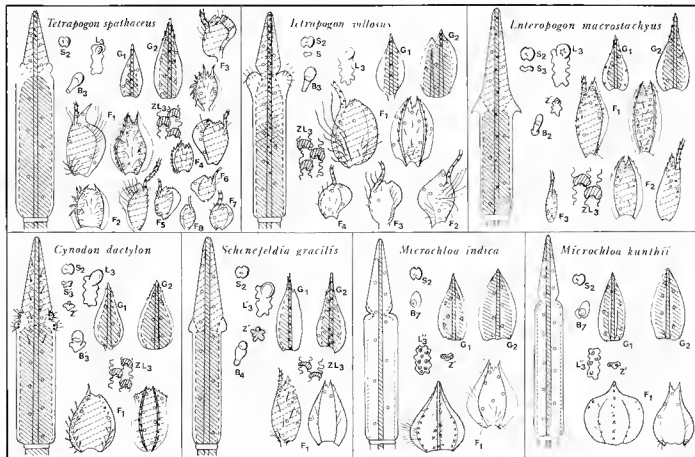
a) *Les cellules siliceuses* sur les nervures sont en hache bipenne  $S_2$  dans tous les taxons, mais entre les nervures elles ne sont présentes, en grande abondance et de formes diverses ( $S_2$ ,  $S_3$ ,  $S'_3$ ,  $S$ ), que chez *Cynodon*, *Tetrapogon*, *Enteropogon* et *Schnefeldia* (donc absentes chez 2 *Microchloa*).

b) *Les cellules subéreuses*  $Z$  sont couplées avec les cellules siliceuses comme chez toutes les Graminées, mais de plus chez ces *Chloridæ* elles existent isolées (en très grand nombre chez les 2 *Microchloa*).

En outre, chez *Cynodon*, *Schnefeldia* et *Enteropogon*, nous avons observé, sur la face externe ou sur les 2 faces du limbe, des cellules subéreuses à papille  $Z'$ , analogues à celles des *Chloris*. Chez les 2 *Microchloa* elles ne sont présentes que sur la face interne.

c) *Cellules longues à papilles*: Ces cellules munies d'une grosse papille apicale  $L_3$  sont situées sur la face externe du limbe et parfois sur les deux faces chez *Cynodon*, *Tetrapogon*, *Enteropogon* et *Schnefeldia*.

Les 2 *Microchloa* n'ont jamais de cellule  $L_3$  sur la face externe du limbe mais des cellules longues ornementées d'une multitude de petites verrues (ressemblant à celles des *Oryzæ*) sur la face interne.



PL. 7. — Dermogrammes.

d) *Poils bicellulaires* : La présence de ces poils à cellule apicale arrondie, donc de type Chloridoïde est commune à tous ces taxons. Situés généralement sur une file médiane des colonnes entre nervures, ils sont plus ou moins nombreux, en moyenne 1B/5 ou 7 L<sub>3</sub>, et leur fréquence augmente à la surface du limbe en particulier chez *Enteropogon* et *Schänefeldia* (1B/2 ou 3 L<sub>3</sub>). Contrairement à ce que nous avons observé chez *Chloris* leur forme est variable :

— très arrondis et enfoncés dans l'épiderme B'<sub>3</sub> (identiques à ceux des *Chloris*), chez *Cynodon dactylon*;

— arrondis B<sub>3</sub> chez *Tetrapogon* et quelques représentants chez *Enteropogon macrostachyus*;

— arrondis à cellule apicale réduite B<sub>4</sub> chez *Enteropogon macrostachyus*;

— plus allongés B<sub>2</sub> chez *Schänefeldia gracilis* et quelques représentants chez *Enteropogon macrostachyus*;

— recourbés en bec de canard B<sub>7</sub> chez les 2 *Microchloa*.

e) Nous avons remarqué comme chez certains *Chloris* la présence de cellules bulliformes silicifiées chez *Enteropogon macrostachyus* et *Cynodon dactylon*.

### 3. RÉPARTITION DE L'ÉPIDERME.

Comme nous venons de le voir, la variation des différents constituants de l'épiderme fait apparaître des distinctions entre ces *Chlorideæ*; ceci est confirmé par la répartition de l'épiderme à la surface de la plante.

a) *Sur les feuilles*, l'épiderme est :

— soit silico-subéreux sur la gaine, puis carénal sur les 2 faces du limbe chez *Cynodon*, *Tetrapogon*, *Schänefeldia* et *Enteropogon*, donc comme chez les *Chloris* (mais ceux-ci ont moins de cellules siliceuses sur la gaine);

— soit entièrement carénal (gaine face externe et limbe) chez les 2 *Microchloa*.

b) *Sur les glumes*, toute leur face dorsale (à l'exception de la moitié de la glume inférieure de *Schänefeldia gracilis*) est recouverte par un épiderme silico-subéreux avec des cellules siliceuses S<sub>2</sub> accompagnées de cellules aux formes moins définies (S<sub>2</sub>, S'<sub>3</sub> et S).

c) *Sur la lemma*, 2 types de structures sont observés sur la face dorsale.

— Le 1<sup>er</sup> correspond à ce que nous avons décrit chez *Chloris*. Cette lemma scarieuse porte un épiderme dense, différencié, sans stomate, que nous avons appelé ZL<sub>3</sub>, contenant des poils bicellulaires et de longs poils



$S_3$  + poils bicellulaires B  
 + limbe chloroïde

$ZL_3$  (lemma scarieuse)  
 ép. silico-subéreux  
 + ép. carénal  
 $L_3$  face externe du  
 limbe

+  $Z'$

pas de  
 $Z'$

+  $B'_3$

+  $B_2$  —————  
 $(L_3$  sur les  
 2 faces)

+  $B_4, B_3$  et  $B_2$  —————  
 $(L_3$  sur les  
 2 faces)

+  $B_4$  —————  
 $(L_3$  sur les  
 2 faces)

+  $B_7$

*Chloris*

*Cynodon*

*Schænefeldia*

*Enteropogon*

*Tetrapogon*

*Microchloa*

épillet pluriflore  
 lemma aristée

épillet uniflore  
 lemma mucronée

épillet uniflore  
 lemma aristée

épillet pluriflore  
 lemma aristée

épillet pluriflore  
 lemma aristée

épillet uniflore  
 lemma non aristée

ombelle d'épis  
 unisériés

ombelle ou 1-2  
 épis unisériés

1 épi unisérié

1-2 épis denses

1 épi unisérié

soyeux strictement localisés. Ces lemmas sont surmontées par une arête, ou un court mucron, garnis d'aiguillons. Cette structure se trouve chez *Cynodon*, *Tetrapogon*, *Schnefeldia* et *Enteropogon*.

— Le 2<sup>e</sup> type représenté chez les 2 *Microchloa* a des lemmas recouvertes par un épiderme homogène peu différencié,  $ol_3$ , garni de nombreux poils soyeux P et d'éléments exodermiques très courts non silicifiés  $P_1$ .

d) *La palea* reflète généralement la structure épidermique de la lemma, à l'exception de *Schnefeldia gracilis* qui a une palea moins différenciée ( $ol_2$ ) que la lemma.

e) *La ligule* se réduit dans la majorité des espèces à un petit bourrelet membraneux surmonté de poils P; il faut remarquer d'une part qu'elle est plus développée chez les 2 *Microchloa*, d'autre part qu'elle porte des poils multicellulaires M chez *Cynodon dactylon*.

La présence de ces différents éléments cellulaires chez les Chloridées concorde avec ce qui a été décrit (GROB, 1896; GUNZEL, 1912; SABNIS, 1921; PRAT, 1934; HANZEN & POTZAL, 1954; METCALFE, 1960; JACQUES-FÉLIX, 1962; STEWARD, 1965; SANCHEZ & CARO, 1970) au sujet de ces mêmes espèces ou d'espèces proches telles que : *Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilger, *Cynodon parodi* Caro & Sanchez, *Tetrapogon tenellus* (Roxb.) Chiov. et *Microchloa caffa* Nees.

*En conclusion*, la comparaison de ces résultats histologiques met en évidence des éléments communs à ces Graminées : cellules siliceuses  $S_2$ , poils bicellulaires arrondis B mais de forme variable ( $B_2$ ,  $B_3$ ,  $B'_3$ ,  $B_4$ ,  $B_7$ ), cellules longues à papille sur une des faces du limbe, structure Chloridoïde de la feuille et à un degré moindre du chaume, qui sont des caractères Chloridoïdes ou Éragrostoïdes correspondant à ceux de la sous-famille (IX<sup>e</sup> Congrès international de Botanique, Montréal, 1959).

Un examen plus approfondi nous permet de distinguer 2 groupes :

a) Un 1<sup>er</sup> groupe avec un épiderme silico-subéreux ( $S_2ZL_{3n}$  —  $S_3ZL_3X$ ) sur la gaine et carénal ( $S_2ZL_{3n}$  —  $L_3X$ ) sur le limbe, des cellules longues à papille (1 ou plusieurs)  $L_3$  sur la face externe du limbe, des poils bicellulaires  $B_2$ ,  $B_3$  et  $B'_3$  et une lemma scarieuse recouverte par un épiderme  $ZL_3$ , représente la partie fondamentale de la tribu des *Chloridées* et comprend : *Chloris*, *Cynodon*, *Schnefeldia*, *Enteropogon* et *Tetrapogon*.

Parmi ces taxons on peut remarquer qu'en plus des caractères précédents, certains ont des affinités plus marquées grâce à des éléments supplémentaires : cellules subéreuses  $Z'$  chez *Chloris*, *Cynodon*, *Schnefeldia* et *Enteropogon*, poils bicellulaires  $B'_3$  chez *Cynodon* et *Chloris*, alors que les *Tetrapogon* très proches morphologiquement des *Chloris* ne possèdent ni l'un ni l'autre.

b) Un 2<sup>e</sup> groupe qui correspond aux 2 *Microchloa* se différencie du précédent par une structure carénale sur toute la surface de la feuille (donc aucune cellule siliceuse entre les nervures), de nombreuses cellules subéreuses isolées, aucune cellule longue à papille L<sub>3</sub> sur la face externe du limbe, mais des cellules à verrues L<sub>3</sub> sur la face interne, des poils bicellulaires B<sub>7</sub> et une lemma hyaline à épiderme peu différencié ol<sub>3</sub>; nous avons observé certains de ces caractères chez des *Eragrostex*, en particulier chez *Eleusine* Gaertn. (non publié).

Enfin, cette étude met en évidence des critères plus spécifiques tels que : répartition particulière des différentes cellules, présence ou absence de pilosité, cellules exodermiques originales... Par exemple, *Cynodon dactylon* possède des poils à coussinets P<sub>ca</sub>, des poils plus ou moins renflés à leur extrémité P<sub>ca</sub> sur la lemma, des papilles obliques qui s'orientent vers les stomates...; *Microchloa indica* se distingue nettement au point de vue épidermique de *M. kunthii* par des verrues beaucoup plus abondantes sur les cellules longues; *Tetrapogon villosus* montre de longs poils P sur la zone auriculaire, une grosse papille apicale sur les cellules longues et une zone de transition plus basse que chez *T. spathaceus* qui a des papilles plus réduites (ce qui a également été remarqué par STEWARD, 1965) et une moindre différenciation sur la lemma des fleurs 2, 3...

Ce travail nous a permis de distinguer chez les *Chlorideæ* des caractères histologiques de genre et d'espèce et, en les comparant à ceux obtenus pour les *Chloris*, de mieux définir le type histologique de la tribu. Il serait utile d'élargir cette étude à d'autres taxons de cette tribu et des tribus voisines afin de dégager, d'une part, les affinités existant entre eux et, d'autre part, de mieux délimiter les tribus de la sous-famille des *Chloridoideæ*.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AUQUIER, P. & SOMMERS, S., 1967. — Recherches histologiques sur les chaumes des Poacæ, *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 100 : 95-140.
- BROWN, W. V., 1958. — Leaf anatomy in Grass systematics, *Bot. Gaz.* 119 (3) : 170-178.
- CLAYTON, W. D., 1967. — Studies in the Gramineæ : XIII (Chlorideæ), *Kew. Bull.* 21 (449) : 99-110.
- GROB, S., 1896. — Beiträge zur Anatomie der Epidermis der Gramineenblätter, *Bibl. Botanica* VII (1) : 1-123, 10 pl.
- GÜNZEL, F., 1912. — Blattanatomie südwestafrikanischen Gräser, *Bot. Jahrb.* 48, Beiblatt 108 : 1-52.
- HANSEN, I. & POTZAL, F., 1954. — Beiträge zur Anatomie und Sytematik der Leptureæ, *Bot. Jahrb.* 76 : 251-270.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1962. — Les Graminées d'Afrique tropicale, *Inst. Rech. Agro. Trop.*, Paris 1 : 1-345.
- METCALFE, C. R., 1960. — *Anatomy of Monocotyledons*, I : Gramineæ, Oxford, 731 p.
- PRAT, H., 1934. — Contribution à l'étude systématique et histologique des Chloridées, *Bull. Soc. Bot. Fr.* 81 : 475-491.
- PRAT, H., 1960. — Vers une classification naturelle des Graminées, *Bull. Soc. Bot. Fr.* 107 (1-2) : 32-79.

- SABNIS, T. S., 1921. — The physiological anatomy of the plants of the Indian desert, *J. Indian Bot.* II (8-9) : 218-227; (10) : 271-299.
- SANCHEZ, E. & CARO, J. A., 1970. — Anatomia de *Cynodon parodii* Caro & Sanchez, *Darwiniana* 16 (1-2) : 93-97.
- STEWART, D. R. M., 1965. — The epidermal characters of grasses with special reference to East African plains species, *Bot. Jahrb.* 84 (1) : 63-116; (2) : 117-174.
- WET DE, J. M. J., 1960. — Culm anatomy in relation to taxonomy, *Bothalia* 7 : 311-316.
- IX<sup>e</sup> Congrès international de Botanique (Section 2), 1959. — The Natural Classification of the Gramineæ, *I.U.B.S.*, serie B, n° 40, 1-55.

**PRÉCISIONS BOTANIKES SUR L'ULEIORCHIS ULEI (COGN.)  
HANDRO (ORCHIDACEÆ)**

Y. VEYRET

VEYRET, Y. — 30.05.1980. Précisions botaniques sur l'*Uleiorchis ulei* (Cogn.) Handro (Orchidaceæ), *Adansonia*, ser. 2, 20 (1) : 141-143. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Apport de données supplémentaires sur la morphologie de l'*Uleiorchis ulei* (Cogn.) Handro, espèce saprophyte sud-américaine.

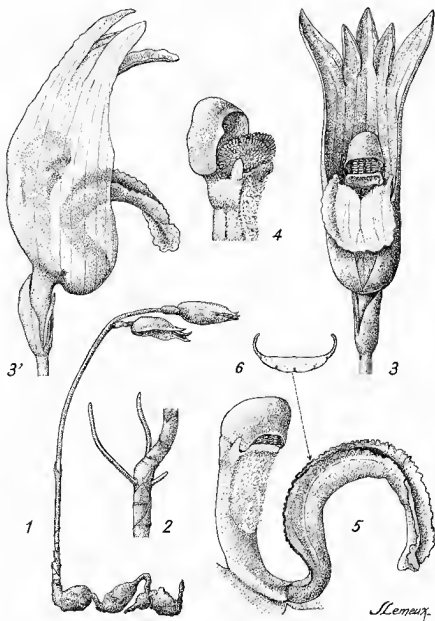
ABSTRACT: Supplementary data about morphology of *Uleiorehis ulei* (Cogn.) Handro, south american saprophytic species.

Yvonne Veyret, Laboratoire de phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

L'*Uleiorchis ulei* (Cogn.) Handro, Arquiv. Bot. Estad. S. Paulo, n. s., 3 : 175, 1958 (*Wulfschlagelia ulei* Cogn., in MARTIUS, Fl. Bras. 3 (4) : 244, 1895), unique espèce d'un genre sud-américain de la sous-tribu des *Gastrodinæ*, tribu des *Cranichideæ*, n'était connu que par la récolte de E. ULE faite près de Blumenhau, dans la province de Santa Catarina, au Brésil, et celle de J. A. STEYERMARK & H. GIBSON près du Rio Bonita affluent du Rio Michare de la basse Caura, au Vénézuéla. Un groupe de chercheurs du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris l'a récemment découvert en Guyane française, à proximité du Saut Pararé sur l'Arrataye, affluent de l'Approuague (*Sastre 6212*). Il y forme une importante station qui s'étend sur une bonne centaine de mètres de longueur, ce qui permet de supposer que cette espèce est mieux représentée en Amérique du Sud qu'on ne le pensait jusqu'ici; mais la période pendant laquelle la plante fleurit et se fructifie est probablement très courte et les chances de la trouver sont réduites.

La première description de cette espèce saprophyte a été faite par A. COGNIAUX dans la Flora Brasiliensis de MARTIUS et la première illustration, accompagnée d'une diagnose plus précise, par F. C. HOEHNE dans sa Flora Brasilica; E. FOLDATS, dans la Flora de Venezuela, la représente également, de même que G. C. K. DUNSTERVILLE & L. A. GARAY dans « Venezuelan Orchids Illustrated », mais tous ces dessins sont insuffisants en ce sens qu'ils ne rendent pas bien compte notamment de la morphologie de la tige et de la nature de l'appareil végétatif souterrain. Aussi nous a-t-il paru utile de publier une planche plus complète due à J. LEMEUX et réalisée à partir de matériel conservé en alcool.

Par ailleurs, on a toujours écrit que l'*Uleiorchis* était une plante « decolorata » ou « palida ». En réalité, d'après C. SASTRE & O. PONCY qui ont vu la plante dans sa station guyanaise, la tige, l'ovaire et les fleurs sont blanc-



Pl. 1. — *Uleiorechis utei* (Cogn.) Handro : 1, plante grandeur nature; 2, détail du lieu et mode d'insertion des racines  $\times 2$ ; 3, fleur vue de face  $\times 4$ ; 3', fleur vue de profil  $\times 4$ ; 4, sommet de la colonne avec l'anthere intentionnellement relevée  $\times 6$ ; 5, colonne et labelle  $\times 6$ ; 6, coupe transversale vers le milieu du labelle  $\times 6$ .

*S. Lemeux.*

violacé très pâle, le sommet libre du périanthe plus foncé, presque mauve; le labelle est jaune dans sa partie supérieure, brun-ocreux à sa base; la colonne et les pollinies sont blanches, le tubercule marron.

Ce tubercule est en réalité un rhizome. La tige est constituée par une partie aérienne florifère et par une partie terrestre, ou plutôt se situant dans la litière, portant plusieurs cataphylles assez rapprochées les unes des autres, puis une ou deux autres beaucoup plus espacées situées avant les fleurs. Sur l'un des courts entrenœuds naissent quelques racines grêles; celles-ci apparaissent en général très tard, lorsque les fleurs sont déjà bien épanouies et elles se développent dans la couche humifère suivant un géotropisme à tendance négative. Les rhizomes successifs s'arrangent en chapelet et résultent de l'épaississement de la tige après la floraison; ils peuvent porter des cataphylles persistants. Il peut, de plus, y avoir ramification du rhizome lorsque la plante est encore jeune.

L'ensemble de ce mode de développement semble unique chez les Orchidacées saprophytes et il nous a semblé qu'il méritait d'être précisé.

#### BIBLIOGRAPHIE

- COGNIAUX, A., 1895. — Orchidaceæ, in MARTIUS, *Flora Brasiliensis* 3 (4) : 244.  
DUNSTERVILLE, G. C. K. & GARAY, L. A., 1972. — *Venezuelan Orchids illustrated* 5 : 312-313.  
FOLDATS, E., 1969. — Orchidaceæ, in LASSER, *Flora de Venezuela* 15 (1) : 99-101.  
HANDRO, O., 1958. — Notas taxonomicas em Orchidaceæ, *Arquiv. Bot. Estad. S. Paulo*, n.s., 3 : 175.  
HOEHNE, F. C., 1944. — *Orchidaceas novas para a flora do Brasil* 1 : 129, tab. 144.  
HOEHNE, F. C., 1945. — *Flora Brasílica, Orchidaceas*, 12 (2) : 93-94, fig. 2.

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

R. LETOUZEY & Coll. — *Documents phytogéographiques n° 2 concernant la Flore du Cameroun (Ouvrage publié avec le concours du CNRS)<sup>1</sup>. 116 fiches avec cartes au 1:5 000 000. Sous pochette plastique, 32 × 22 cm, Paris, 1979.*

Genres dont le nom commence par la lettre « B » (+ 2 fiches « A » complémentaires).

Disponible auprès de l'Association de Botanique Tropicale, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France; CCP La Source 33075-20 W, au prix de 150 FF (tirage limité).

1. cf. *Adansonia*, ser. 2, 19 (3) : 364 (1979).

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 30 MAI 1980  
SUR LES PRESSES DE **FD** EN SON  
IMPRIMERIE ALENÇONNAISE - 61002 ALENÇON



## INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

ADANSONIA publie des articles en français ou en anglais, et seulement à titre exceptionnel dans d'autres langues. Des résumés à la fois explicites et concis *en anglais et en français* sont exigés.

**Manuscrits.** — Les manuscrits doivent être *dactylographiés* en double interligne sur format 21 × 29,7 cm, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, ceci tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titre, résumés, adresse), les *citations bibliographiques* dans le texte et en fin d'article, les *listes de synonymes*, les *clés*. La présentation de ces informations obéit à des règles rédactionnelles strictes, et des instructions détaillées en français ou en anglais seront remises sur demande aux auteurs.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Une liste alphabétique de tous les taxons cités, avec leurs auteurs, devra être annexée à chaque manuscrit, ceci afin de faciliter la compilation des tables annuelles d'ADANSONIA.

La liste bibliographique en fin d'article doit être *alphabétique* par noms d'auteurs, et *chronologique* pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent y être complètes (auteur(s), date, titre de l'article, ouvrage ou revue, volume, pages).

Dans le texte, seuls doivent être *soulignés d'un trait*:

1. Les *noms scientifiques latins* (épithètes spécifiques sans capitales).
2. Les *noms vernaculaires* (sans capitale).
3. Les *mots ou groupes de mots* que l'auteur désire faire ressortir *en italiques*.

*Ne rien souligner d'autre* (noms de personnes, titre, sous-titre, etc.).

**Citation de spécimens.** — Il est demandé aux auteurs d'éviter les longues listes de spécimens étudiés et de se borner à citer quelques récoltes représentatives du taxon et de sa répartition.

Les indications variées provenant des étiquettes de récolte ne seront plus citées *in extenso* mais devront être synthétisées sous forme de brèves notes phénologiques, écologiques, etc.

Il est conseillé aux auteurs :

1. de réserver les citations exhaustives des spécimens aux Flores en cours de publication quand cela est possible,
2. ou, à défaut, de déposer ces listes exhaustives dans les bibliothèques des instituts botaniques où elles pourront être consultées ou copiées à l'usage des spécialistes concernés;
3. de remplacer les listes de spécimens par des *cartes de répartition*, beaucoup plus démonstratives.

**Illustrations.** — Le format maximum des illustrations publiées est 115 × 165 mm. Les dimensions des originaux (tant dessins au trait que photographies) devront être 1,5 à 2 fois celles des illustrations imprimées. Les échelles éventuelles du *dessin original* seront indiquées en marge de celui-ci, en plus des échelles après réduction mentionnées dans la légende destinée à l'impression.

Les photographies seront tirées sur papier blanc brillant, et devront offrir une netteté et un contraste convenables. La revue ne publie normalement pas d'illustrations en couleurs.

Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en *chiffres arabes*.

**Correspondance.** — Voir en page 2 de couverture l'adresse postale. Les manuscrits non conformes aux prescriptions ci-dessus seront retournés pour modification. Les épreuves sont envoyées *une fois*; étant donné les délais postaux parfois considérables il est demandé aux auteurs de procéder aux corrections sans retard, ceci dans leur propre intérêt.

